ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 84

8

АВГУСТ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
1999

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

275 лет Российская академия наук

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*),
К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*),
И. Ю. Сумерина (*отв. секретарь*), Ю. В. Гамалей, П. Л. Горчаковский, Т. В. Егорова,
С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, Л. И. Орёл, М. Г. Пименов, В. Н. Тихомиров, Б. А. Юрцев, Г. П. Яковлев

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*), A. E. Vassilyev (*Associate Editor*),
K. L. Vinogradova (*Associate Editor*), I. Yu. Sumerina (*Secretary*), Yu. V. Gamalej, P. L. Gorchakovsky,
T. V. Egorova, S. G. Zhilin, V. S. Ipatov, L. I. Oryol, M. G. Pimenov, V. N. Tikhomirov,
B. A. Yurtsev, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Л. Н. Андреев (Москва), И. О. Байтулин (Алма-Ата), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург),
Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток), Ч. Джеффри (Лондон),
Р. В. Камелин (С.-Петербург), З. В. Карамышева (С.-Петербург),
Л. И. Малышев (Новосибирск), Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев), Х. Х. Трасс (Тарту), С. С. Харкевич (Владивосток)

EDITORIAL COUNCIL

L. N. Andreev (Moscow), I. O. Baytulin (Alma-Ata), L. Yu. Budantsev (St. Petersburg), E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok), Ch. Jeffrey (London),
R. V. Kamelin (St. Petersburg), Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), S. S. Kharkevich (Vladivostok),
L. I. Malyshev (Novosibirsk), G. Sh. Nakhutsrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), H. H. Trass (Tartu)

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *Е. В. Траскевич*
Корректоры *О. М. Бобылева, У. В. Емельянова* и *И. А. Крайнева*
Компьютерная верстка *Л. Н. Напольской*

Лицензия № 020297 от 23 июня 1997 г. Подписано к печати 20.08.99. Формат 70×100 1/16.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 12.0. Уч.-изд. л. 14.7. Тираж 431 экз. Тип. зак. № 241. С 168

Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал». Телефон (812)350-72-49

Санкт-Петербургская типография «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

© Коллектив авторов

УДК 581.3

© М. П. Солнцева

ПРОБЛЕМЫ АПОГАМЕТИИ

M. P. SOLNTSEVA. THE PROBLEMS OF APOGAMETY

Обсуждается понятие термина «апогаметия» и история его становления. Отрицается его синонимика с термином «апогамия». Апогаметия подразумевает развитие зародыша из синергид или антипод независимо от того, проходит в них оплодотворение или нет. Она подразделяется на синергидную и антиподную в зависимости от источников ее происхождения. Апогаметия широко распространена у цветковых (обнаружена у 242 видов, принадлежащих к 79 семействам), как у двудольных, так и у однодольных. Наиболее широко распространена синергидная апогаметия (отмечена у 223 видов из 75 семейств цветковых растений), антиподная апогаметия встречается значительно реже (известна у представителей 25 видов из 10 семейств). У некоторых видов встречается и синергидная, и антиподная апогаметия. Приведены списки видов с гаплоидной и диплоидной синергидной и антиподной апогаметией. Представлены также оригинальные материалы по синергидной и антиподной апогаметии, впервые обнаруженные автором у 8 видов цветковых. Иллюстрируется антиподный зародыш, достигший зрелости у *Rudbeckia laciniata*. Приведены также оригинальные иллюстрации, доказывающие наличие синергидной апогаметии, которая ранее авторами не была документирована.

Ключевые слова: апомиксис, апогаметия, апогамия, терминология апомиксиса.

В последнее время ряд исследователей обратили особое внимание на явление образования зародышей из клеток синергид и антипод. Однако это явление разными авторами определяется разными терминами. Одни это явление называют «апогамия» (Winkler, 1908, 1934; Maheshwary, 1950; Петров, 1979), другие — «апогаметия» (Renner, 1916; Ernst, 1918; Stebbins, 1941; Gustafsson, 1946, 1947; Хохлов, 1946; Солнцева, 1970; Поддубная-Арнольди, 1976; Nogler, 1984, и др.). Использование терминов «апогаметия» и «апогамия» как синонимов является неправильным, поскольку ими по существу определяются 2 разных явления.

«Апогамия» (**apogamy** греч.; «apo» — частица отрицания «без» и «gamos» — слияние, конъюгация) означает развитие нового спорофита (зародыша) без объединения гамет, без слияния спермия (мужской гаметы) с яйцеклеткой. Этим определением констатируется факт только отсутствия оплодотворения яйцеклетки, поскольку гаметой женского гаметофита является яйцеклетка. (Другой, но своеобразной женской гаметой можно рассматривать центральную клетку, поскольку ее дальнейшее развитие происходит тоже после слияния «гамии» — «gamy» с мужской гаметой). При использовании термина «апогамия» в строгом смысле этого слова сюда может включаться также партеногенез, адвентивная эмбриония и вегетативное размножение, поскольку в этих случаях нет слияния гамет.

«Апогаметия» (**apogamety** греч.; «apo» — частица отрицания «без» и «gameta» — супруг, супруга) означает развитие нового спорофита (зародыша) не из гаметы, т. е. яйцеклетки, а из других клеток гаметофита, часто называемых «вегетативными» или «соматическими» клетками женского гаметофита — из синергид или антипод. Если зародыш развивается из синергиды, то это явление называется синергидной апогаметией, а если из антиподной клетки, то антиподной апогаметией. В этом определении обычно подразумевается также еще и факт отсутствия оплодотворения этих клеток.

Случаи оплодотворения синергид давно известны (Strasburger, 1877; Schwere, 1896; Guignard, 1900, и др.). В последнее время еще раз представлены убедительные картины оплодотворения этих клеток (Хведынич, Кравец, 1991). В этом случае развитие зародышей из синергид и антипод не может определяться термином «апогамия». А между тем, как указано выше, в литературе эти термины часто подменяют друг друга, хотя и определяют 2 разных репродуктивных процесса. Эти явления следует строго разграничить, о чем пойдет речь далее.

Для пояснения указанной неточности в использовании терминов необходимо вернуться к истории вопроса.

Возможность развития зародышей из синергид рассматривал в качестве источника полиэмбрионии еще E. Strasburger (1877), но он не ввел специального термина, а объединил его с нуцеллярной и интегументальной эмбрионией как явление, происходящее без объединения гамет. H. Winkler (1908), публикуя первую классификацию апомиксиса, определил это явление как «апогамия». Термин «апогаметия» был введен почти одновременно двумя исследователями. O. Renner (1916) и A. Ernst (1918) употребили его уже в современном смысле и привели ряд растений, у которых была обнаружена апогаметия. Во 2-м издании классификации Winkler (1934) повторил опять термин «апогамия», куда снова отнес способность давать зародыши из синергид без оплодотворения. F. Fagerlind (1940) и G. Stebbins (1941) в своих классификациях апомиксиса использовали термин «апогаметия», как и A. Gustafsson (1946, 1947), создавший свою классификацию апомиксиса позднее. P. Maheshwary (1950) опять возвратил этот неудачный термин «апогамия». E. Battaglia (1963) в своей краткой схеме классификации не использует этот термин. Российские исследователи более единодушно восприняли термин «апогаметия». Я. С. Модилевский (1928, 1931), исследовавший *Allium nutans*, нашел случаи развития зародышей из синергид и антипод. Термин «апогаметия» Модилевский (1948) использовал в вышеприведенном смысле. С. С. Хохлов (1946) представил свою оригинальную классификацию апомиксиса и успешно применил термин «апогаметия», понимая под ним развитие зародышей не из гаметы (яйцеклетки), а из других неоплодотворенных клеток женского гаметофита. В. А. Поддубная-Арнольди (1976) в своей книге, претерпевшей два издания, также использует термин «апогаметия», которым определяется, что зародыш развивается не из яйцеклетки, а из других клеток женского гаметофита, но не отмечается факт отсутствия их оплодотворения. В настоящее время этот термин, казалось бы, наконец-то стал общепринятым (Солнцева, 1970; Asker, 1979; Левина, 1981; Nogler, 1984; Наумова, 1990), хотя некоторые исследователи (Петров, 1979) используют еще старый термин «апогамия».

Однако и сейчас в новой, широкоизвестной книге по апомиксису «Apomixis in higher plants» развитие зародышей из синегид и антипод относят к апогамии (Asker, Jerling, 1994), хотя и рассматривают его в качестве синонима апогаметии.

В недавно вышедшем в России «Англо-русском толковом словаре генетических терминов» (Арефьев, Лисовенко, 1995 : 18) термины «апогамия» и «апогаметия» также рассматриваются как синонимы и определяются «как развитие зародыша у растений без оплодотворения и без образования гамет, т. е. не из яйцеклетки, а из других клеток (у покрытосеменных), из синергидных или антиподных клеток зародышевого мешка».

Более того, даже в претерпевшем несколько изданий на западе (Riger, Michaelis, 1958) переводном «Генетическом и цитогенетическом словаре» (Ригер, Михаэлис, 1962 : 31) эти 2 понятия рассматриваются как синонимы и определяются следующим образом: «апогаметия» — как «возникновение спорофита из вегетативных клеток гаметофита без процесса оплодотворения», а «апогамия» — как «возникновение спорофита из вегетативных клеток гаметофита без процесса образования или слияния гамет».

Для более четкого понимания различий между этими терминами следует обратиться к истории становления термина «апогамия». Этот термин был введен A. De Bary (1877, 1878) и означал размножение растений без объединения гамет (апогамно). Этот термин был альтернативен термину, означающему размножение растений при слиянии гамет. Позднее появились другие альтернативные синонимы —

«амфимиксис» (Weismann, 1891) и «апомиксис» (Haake, 1893a, b), вскоре заменившие «гамию» и «апогамию». G. Nogler (Ноглер, 1990 : 42) хорошо объяснил эволюцию термина «апогамия»: «апогамия» в ее исходном понимании (De Bary, 1878) совпадает с апомиксисом (в широком смысле, т. е. включая вегетативное размножение), но смысл термина быстро сузился и ограничился развитием зародыша из вегетативной клетки женского гаметофита (не из яйцеклетки). Поэтому с полным основанием термин апогамия был заменен (Winkler, 1908) на «апомиксис». Можно согласиться, что термин «апогамия» является синонимом «апомиксиса», т. е. определяет явление, не связанное с объединением гамет, и в современном научном языке заменен апомиксисом. Если между терминами «апомиксис» и «апогамия» стоит знак равенства, то в «апогамию» включаются и другие явления «апомиксиса», например апоспория и адвентивная эмбриония, как это сделали Арефьев и Лисовенко в своей работе (1995), а ранее включалось еще и вегетативное размножение.

Термин же «апогаметия» обозначает только развитие зародышей не из яйцеклетки, а из других клеток гаметофита (называемых вегетативными),[1] хотя обычно подразумевалось, что это развитие не связано с объединением гамет.

Таким образом, «апогамия» и «апогаметия» — 2 разных понятия, и они не могут быть синонимами. Их следует строго разграничивать: апогамия — способ развития зародыша без слияния гамет, без оплодотворения; а апогаметия определяет только развитие зародыша из определенных структур гаметофита, т. е. не из гаметы, а из синергиды или антиподы без указания на отношение к процессу оплодотворения. Вероятно, что употребление термина «апогамия» возможно в случаях, когда необходимо просто отметить отсутствие процесса слияния гамет, т. е. самой гамии (gamy s. l.), не определяя при этом источник происхождения зародышей, т. е. те клетки (яйцеклетка, синергиды или антиподы (апогаметия)), из которых они развиваются. Иными словами, понятие апогамии более широкое и должно использоваться в ином смысле, чем апогаметия. Поэтому эти понятия, определяя 2 разных явления, не могут использоваться как синонимы.

Вызывает удивление, что в последней книге «Embryology of angiosperms» (1984), вышедшей под редакцией M. B. Johry, в главе «Апомиксис» нет раздела, посвященного апогаметии, а сведения о развитии зародышей из синергид и антипод приводятся только в разделе «полиэмбриония» (Lakshmanan, Ambegaokar, 1984) и тоже не определяются ни термином «апогаметия», ни каким-либо другим термином. О причинах этого ничего не говорится. А между тем явление апогаметии довольно широко распространено у покрытосеменных.

Апогаметия, согласно списку, составленному нами на основании данных эмбриологических исследований, обнаружена у 242 видов, принадлежащих к 79 семействам цветковых. Она обнаружена и у двудольных (157 видов из 58 семейств) и у однодольных (85 видов из 21 семейства) растений. Наиболее широко распространена синергидная апогаметия. Она известна у 223 видов из 75 семейств цветковых (у двудольных — у 140 видов из 56 семейств, а у однодольных — у 83 видов из 19 семейств).

Апогаметия обнаружена у представителей семейств, находящихся на разном филогенетическом уровне. Она отмечена у таких высокоорганизованных таксонов, как *Poaceae*, *Asteraceae*, *Liliaceae*, но также и у таких семейств, как *Paeoniaceae*, *Ranunculaceae*, *Theaceae*, *Rosaceae*, *Betulaceae*, *Juglandaceae*, расположенных в основании филогенетической системы (хотя у наиболее примитивных таксонов, например, *Magnoliaceae*, *Schisandraceae*, *Illiciaceae* и др., она не обнаружена). По-видимому, это свойство формирования зародышей из разных клеток зародышевого мешка в основном не связано с уровнем филогенетического развития таксона и лишь в наиболее примитивных таксонах оно не встречается.

---

[1] Вегетативными клетками гаметофита обычно называются синергиды и антиподы. В отношении центральной (проэндоспермальной) клетки — своеобразной гаметы, формирующей после оплодотворения (или без него) эндосперм, время от времени появлялись сообщения, что и в эндосперме могут образоваться зародыши, но все эти сообщения были неубедительными и подвергались серьезной критике (Meheshwary, 1950; Johry, Ambegaokar, 1984; Джори, Амбегаокар, 1990). Более поздние сообщения, касающиеся этой темы, столь же неубедительны, в силу чего эта субстанция в качестве источника апогаметии далее не рассматривается. Источниками апогаметии являются только либо синергиды, либо антиподы.

Частота обнаружения тех или иных случаев апогаметии связана скорее с интенсивностью исследования таксона путем эмбриологического анализа, что в свою очередь часто зависит от хозяйственной ценности исследуемого объекта.

Апогаметия отмечена как в гаплоидных (редуцированных), так и в диплоидных (нередуцированных) зародышевых мешках, т. е. у видов, потенциально апомиктических. Однако, как ни странно, синергидная апогаметия у видов с диплоидными зародышевыми мешками — более редкое явление, чем у видов с гаплоидными гаметофитами.

Синергидная апогаметия наиболее распространена в следующих семействах: *Liliaceae* (у 19 видов), *Orchidaceae* (14), *Rosaceae* (15), *Poaceae* (14), *Alliaceae* (9), *Asteraceae* (9) и *Combretaceae* (у 9 видов). В других семействах она наблюдалась у небольшого числа видов.

Чаще всего синергидная апогаметия встречается в зародышевых мешках таких растений, у которых элементы зародышевого мешка или слабо дифференцированы, или их дифференциация нарушена.

Слабая дифференциация элементов зародышевых мешков обычна в таких семействах, как *Liliaceae*, *Alliaceae*, *Orchidaceae*, *Iridaceae*, *Combretaceae*. В этих же семействах и обнаружено наибольшее число случаев с синергидной апогаметией.

Слабо дифференцированные элементы яйцевого аппарата в зрелых зародышевых мешках встречаются, например, у лилейных, у которых зародышевый мешок тетраспорический, развивается по Fritillaria-типу.

В сем. *Liliaceae* синергидные зародыши впервые обнаружил E. Overton (1891) у *Lilium martagon*, причем он проследил ряд последовательных стадий их развития вплоть до булавовидной стадии с оформленным дерматогеном. Позднее D. Cooper (1943) обнаружил около 100 таких зародышей у 7 видов: *Lilium elegans*, *L. hansonii*, *L. henryi*, *L. longiflorum*, *L. martagon*, *L. regale*, *L. superbum*. Большинство из них были 2-клеточными, но встречались 4, 5, 12 и 19-клеточные зародыши. Все они были гаплоидными. Иногда такие зародыши достигали зрелости. Е. Н. Герасимова-Навашина (1962) наблюдала деление синергид у *L. regale*. Синергидные 2-клеточные зародыши наблюдались у многих эндемичных лилий Кавказа, и лишь в одном случае встретился 4-клеточный зародыш (Кобахидзе, 1965, 1970). У *L. monadelphum* 2-клеточный зародыш продемонстрировали Л. А. Кобахидзе (1970) и Г. Е. Гваладзе (1976). Синергидные зародыши отмечены также в роде *Gagea*: у *G. lutea* (Петрова, 1977) и *G. tenuifolia* (Гваладзе, 1976). В роде *Tulipa* тоже проявляется склонность к синергидной апогаметии. Она установлена у *T. eichleri* (Гваладзе, 1976), *T. fosteriana* и *T. tarda* (Петрова, 1977). Синергидные зародыши обнаружены и у других родов этого семейства — у *Cardiocrinum giganteum*, *Fritillaria caucasica* (Петрова, 1977), *Colchicum speciosum* (Гваладзе, Криалишвили, 1989). Т. Ф. Петрова (1977), подробно изучавшая эмбриологию лилейных, считает, что образование синергидных зародышей характерно для всего подсем. *Lilioideae*.

Деление гаплоидной синергиды может происходить как до деления зиготы (Герасимова-Навашина, 1962; Наумова, Яковлев, 1975), так и после деления (Кобахидзе, 1970; Петрова, 1977). В связи с этим нельзя утверждать, что деление синергиды стимулируется развивающимся зародышем. Обычно синергиды начинают делиться при наличии ядер эндосперма (Наумова, Яковлев, 1975). Кобахидзе (1970) высказывает мнение, что деление синергиды стимулируется излившимся в зародышевый мешок содержимым пыльцевой трубки.

С другой стороны, у представителей многих видов встречаются аномалии в строении яйцевого аппарата, выражающиеся в нарушениях дифференциации их клеток. Это в свою очередь проявляется в необычном взаимном расположении ядра и вакуоли в клетках яйцевого аппарата, что чаще всего происходит из-за нарушения взаимного расположения веретен при последнем митозе (Battaglia, 1991).

Дифференциация синергид по типу яйцеклеток (т. е. формирование 2 или более яйцеклеток в одном яйцевом аппарате) часто наблюдалась в сем. *Solanaceae*. У некоторых сортов перцев от 2.27 до 3.87 % зародышевых мешков имеют дополнительные яйцеклетки. У *Lycopersicum esculentum* в одной из линий томата почти 2 % гаметофитов (1.99 %) развивают дополнительные яйцеклетки, у перцев дополнительные яйцеклетки формируются у 2.27 % гаметофитов (Варшанина, 1979; Варшанина, Орел, 1980). В семяпочках *Nicotiana rustica* часто встречаются яйцеклеткоподобные синергиды (Банникова, Овсянникова, 1973). По данным Р. Х. Еналеевой (1978), у *N. tabacum* (сорт Гаванна конкурент) зародышевые мешки с 2 яйцеклетками составляли 0.4 %, яйцеклеткоподобные синергиды — 0.2 %; однако автор не сообщает критерии, по которым их можно различить.

Среди представителей сем. *Asteraceae* также встречаются зародышевые мешки с дополнительным числом яйцеклеток или гаметофиты с яйцеклеткоподобными синергидами. Такие яйцеклеткоподобные синергиды обнаружены у *Crepis capillaris* (Gerassimowa, 1933), у *Taraxacum kok-saghyz, T. hybernum* (Поддубная-Арнольди, Дианова, 1937).

Аномалии в дифференциации клеток яйцевого аппарата обнаруживались многократно в роде *Rudbeckia* (Battaglia, 1946). У *R. laciniata* они отмечены у 2 % зародышевых мешков (Battaglia, 1947a). Battaglia (1947a : 403) привел микрофотографии сразу 7 гаметофитов, в которых яйцевые аппараты состоят из 2 яйцеклеток и одной синергиды, а у сорта Flore pleno зародышевые мешки с 2 яйцеклетками составляют 7 % случаев, иногда гаметофиты имели даже 3 яйцеклетки. У *R. speciosa* среди 8-ядерных гаметофиты с 2 яйцеклетками обнаруживались в 0.9 % случаев (Мовсесян, Багдасарян, 1966). Две яйцеклетки отмечены в зародышевых мешках у *R. flava* (Battaglia, 1947b), хотя их процент не приводится. Дополнительные яйцеклетки наблюдались и у *R. triloba* (Мовсесян, 1979).

В сем. *Poaceae* сверхчисленные яйцеклетки обнаружены у *Agropyrum scabrum* (Hair, 1956), *Tripsacum dactyloides* (Farguharson, 1955), у *Pennisetum squamulatum* (Rao Sindhe et al., 1980), у *P. dibum* (Gildenhuys, Brix, 1959), *Calamagrostis obstusa* (Johansen, 1950), *Poa alpina* (Håkansson, 1943), *Zea mays* (Звержанская и др., 1978), *Hordeum vulgare* (Hagberg, Hagberg, 1981), а также у *Triticum spelta, Avena strigosa, Saccharum spontaneum* и др. Особенно интересны в этом отношении данные по инбредной линии кукурузы с недетерминированным гаметофитом (Звержанская, 1983). Зародышевые мешки содержали не одну, а 2, 3, 4 и даже 6 яйцеклеток. Такие гаметофиты хотя и составляли около 13 %, но развития в них нескольких зародышей не наблюдалось. Сверхчисленные яйцеклетки найдены в родах *Alchemilla* (Murbeck, 1902; Глазунова, 1985; Izmailov, 1986) и *Ranunculus* (Rutishauser, 1954), а также у *Armeria alpina, Atraphaxis frutescens* (Edman, 1931; Ситников, 1982), *Delphinium elatum, Ochna serrulata, Parnassia palustris, Santalum alba, Sinnigia lindleana* и др. Однако не во всех перечисленных случаях эти явления напрямую связаны с развитием дополнительных зародышей из таких сверхчисленных яйцеклеток. Все же у этих таксонов они встречаются чаще.

Необходима ли дедифференциация синергид для формирования из них зародышей — сказать пока трудно. Скорее всего — не обязательна. В некоторых случаях развитие дополнительных зародышей может происходить и просто из синергид, даже с хорошо сформированным нитчатым аппаратом. Это обнаружено, например, у *Trillium camschatense* (Наумова, Яковлев, 1975).

При обнаружении 2 зародышей в одном гаметофите обычно довольно трудно установить, какой зародыш яйцеклеточного происхождения, а какой — синергидного. Наиболее надежный критерий — это определение числа хромосом. Если яйцеклеточный зародыш развивается после оплодотворения, то его обычно отличают по величине ядер, так как ядра гаплоидного зародыша значительно мельче ядер диплоидного зиготного зародыша. Гваладзе (1976) считает, что таким способом у луков не всегда можно определить происхождение зародыша. У *Allium schoenoprasum* (как и у других луков) и *Gagea tenuifolia*, например, ядро синергиды обычно большего размера вследствие эндомитоза, чем ядро яйцеклетки. При диплоидном апомиксисе ядра партеногенетически развивающейся яйцеклетки и ядра синергидного зародыша оказываются одинакового размера. Иногда отличить синергидный зародыш от яйцеклеточного можно по числу ядрышек в ядрах, так как в диплоидных ядрах зиготного зародыша бывает 2 ядрышка (или больше), а в гаплоидных ядрах синергидного зародыша — одно ядрышко. Происхождение зародыша иногда можно определить по положению его в зародышевом мешке и по стадии его развития. Зиготный зародыш обычно бывает более развитым, чем синергидный. Синергидные зародыши обычно недолговечны и вскоре погибают. Но в тех случаях, когда они разовьются и дадут проростки, гаплоидные растения отличают по числу хромосом и по другим цитологическим признакам, например по величине клеток. Можно их различать также по анатомическим и морфологическим признакам, являющимся часто маркерными (Хохлов и др., 1970). Синергидная апогаметия является одним из источников полиэмбрионии.

Слабо дифференцированные синергиды отмечены у представителей рода *Lilium*, однако они могут давать зародыши не только апогамно, но и в результате нормального оплодотворения этих клеток. О. А. Хведынич и Е. А. Кравец (1991) у 6 видов лилий (*L. candidum*, *L.×croceum*, *L. henryi*, *L. regale*, *L.×willmottiae*, *L. tigrinum* и *L.×aurelianense* (сорт Bright Star)) обнаружили случаи оплодотворения синергид. В этом исследовании представлены прекрасные рисунки по *L. regale*, *L. croceum*, *L. candidum*, которые по согласию авторов здесь воспроизводятся (рис. 1). Авторами установлен очень важный момент: при оплодотворении синергид сохраняется тип объединения ядер половых клеток, присущий данному таксону (т. е. постмитотический).

Оплодотворение синергид в сем. *Asteraceae* было сначала обнаружено и у *Taraxacum officinale* (Schwere, 1896). Однако это сообщение вызывает сомнение, поскольку этот вид характеризуется партеногенетическим развитием зародыша. Оплодотворение синергид затем отмечалось и у других видов. У *Crepis capillaris*, как считала Е. Н. Герасимова (Gerassimowa, 1933), оплодотворение могло происходить лишь при наличии в зародышевом мешке избыточных спермиев. У *Anemone nemorosa* синергидный зародыш развивался после оплодотворения синергиды спермием из второй пары, привнесенной в зародышевый мешок еще одной пыльцевой трубкой (Иоффе, 1968). В результате оплодотворения синергиды образовались дополнительные зародыши у *Najas minor* (Guignard, 1900). У *Tellima grandiflora*, *Peltiphyllum peltatum*, *Fragaria vesca* (Lebeque, 1952a, b) обнаружено по 2 идентичных зародыша, возникших в результате оплодотворения яйцеклетки и синергиды. Однако если только 2 спермия входят в зародышевый мешок и оплодотворяются яйцеклетка и синергида, то эндосперм не развивается, как и у лилий. Такие зародыши в конце концов погибают. Только у *Peltiphillum peltatum* такие зародыши могут развиваться дальше.

У ряда видов орхидных тоже отмечено развитие синергидных зародышей (Плющ, Банникова, 1988; Савина, Поддубная-Арнольди, 1991). У *Cypripedium insigne*, *Calante vertichii* и *Dendrobium nobile* добавочные зародыши развиваются после оплодотворения синергид, а у других видов орхидей развиваются гаплоидные зародыши, т. е. без оплодотворения (Поддубная-Арнольди, 1959, 1976). У *Sagittaria graminea* (Jonri, 1936) оплодотворялись обе синергиды, а у *Lilium candidum* (Хведынич, Кравец, 1991) обнаружено даже оплодотворение обеих синергид, яйцеклетки и центральной клетки двумя парами спермиев.

Можно ли такие случаи относить к апогаметии? Не только можно, но и нужно, если принять представление, что́ апогаметия определяет, из каких элементов зародышевого мешка развивается зародыш. Способ образования зародыша, т. е. апогамный (без объединения половых клеток) или гамогамный (путем оплодотворения), при этом не имеет значения.

Происходит ли развитие зародышей из синергид таким же образом, как и из яйцеклетки, т. е. не меняется ли тип развития зародыша? Специальных исследований по этому вопросу не проводилось, но, судя по имеющимся иллюстрациям, тип развития зародыша не меняется. Обычно первое деление синергидного зародыша

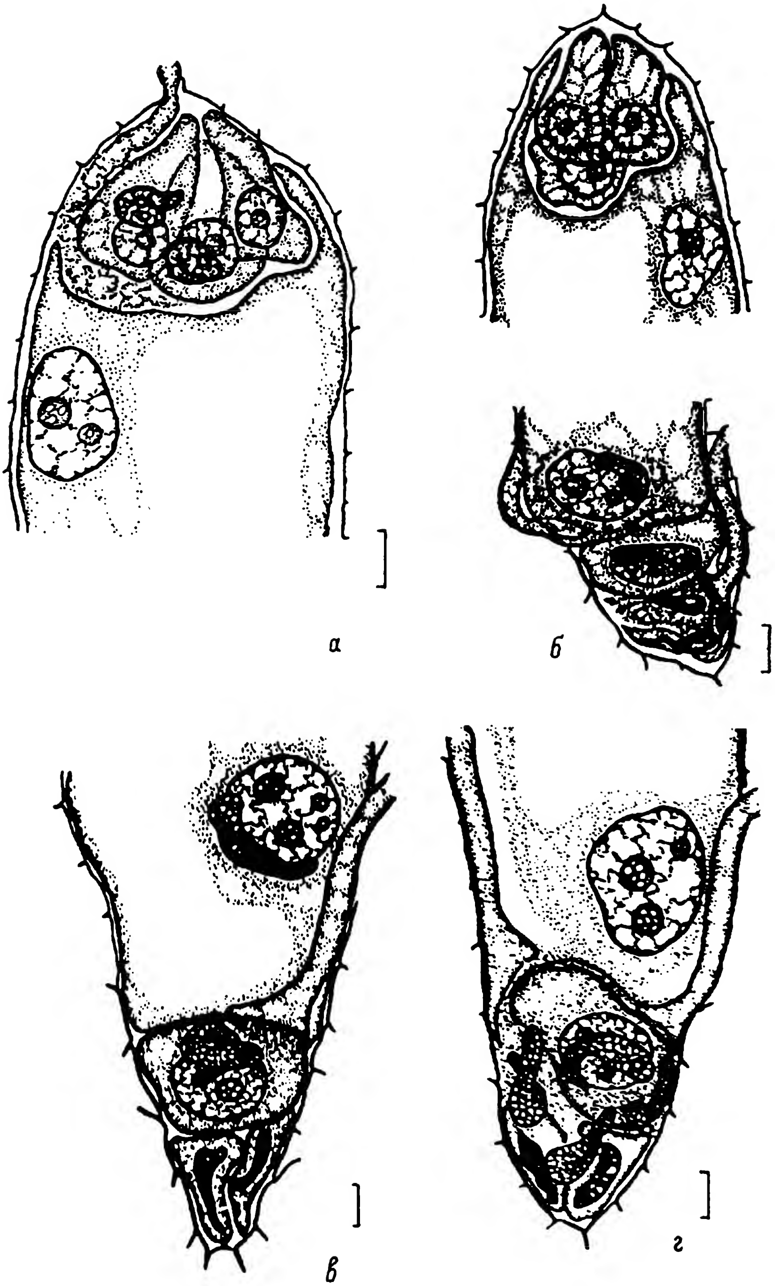


Рис. 1. Оплодотворение синергид и антипод у видов *Lilium*.

а — *L. croceum*, ядра спермия находятся в контакте с ядрами яйцеклетки и синергиды; *б* — *L. candidum*, оплодотворение верхней антиподы и нижнего полярного ядра центральной клетки; *в* — *L. henryi* × *L. tigrinum* (*L. lancifolium*), оплодотворение верхней антиподы и ядра центральной клетки; *г* — *L. croceum*, слияние спермия с ядром одной из антипод и дополнительные спермии, излившиеся из другой пыльцевой трубки. (*а* — Хведынич, Кравец, 1991; *б*—*г* — оригинальные рисунки Е. А. Кравец, публикуются впервые). Масштабная линейка: *а*—*г* — 10 мкм.

происходит, как и яйцеклеточного, поперечно, что сопровождается закладкой горизонтальной клеточной перегородки. Дальнейшие деления приводят к формированию обычной для данного растения формы зародыша. Например, формируется длинный суспензор, как у *Plantago lanceolata* (Soueges, 1926), или даже пузыревидный суспензор, как у *Calanthe vertichii* (Поддубная-Арнольди, 1958). Лишь у *Trillium camschatense* первое деление синергиды происходит в поперечном направлении (Наумова, Яковлев, 1975), но это обусловлено необычной уплощенной формой синергиды. В последнем исследовании было отмечено, что закладка клеточных перегородок варьирует: в одних случаях они закладываются между ядрами, в других — нет. Отсутствие клеткообразования в синергидах наблюдала также и Кобахидзе (1970) у лилии. С другой стороны, установлено, что у *Paeonia lactiflora* (Шамров, 1997) уже при первом делении синергиды происходит закладка клеточных стенок. Это тем более удивительно, что в норме при делении зиготы у пионов клеточные стенки не закладываются, что является характерным признаком эмбриогенеза этого рода (Яковлев, Иоффе, 1961) и что я неоднократно наблюдала при исследовании этого объекта. Списки растений, у которых обнаружена синергидная апогаметия, к сожалению, до сих пор не публиковались. Составленный мной список таких растений с указаниями источников и авторов исследований, к сожалению, затерялся где-то в архивах «Apomixis Newsletter» в 1996 г. Здесь же из-за ограничения объема статьи они публикуются без ссылок на авторов. Номенклатура видов дана согласно сводке С. К. Черепанова (1995). В скобках приведены синонимы, используемые авторами исследования. Списки разделены на две части: в первой — представлены семейства и виды, у которых авторами исследований отмечалась гаплоидная синергидная апогаметия, а во второй — диплоидная синергидная апогаметия.

Виды с гаплоидной синергидной апогаметией

Adoxaceae: *Adoxa moschatellina*. ***Alismataceae***: *Sagittaria graminea*. ***Alliaceae***: *Allium aflatunense*, *A. karataviense*, *A. nutans*, *A. ramosum* (=*A. odorum*), *A. sativum*, *A. schoenoprasum*, *A. schubertii*, *A. tuberosum*, *Notoscordum afragrans*. ***Amaryllidaceae***: *Argyropsis candida*, *Brunsvigia josephinae*, *Galanthus* sp., *Sternbergia fisheriana*, *Galanthus nivalis*. ***Anacardiaceae***: *Lannea cormandelica*, *Pistacia vera*. ***Apiaceae***: *Danaa nudicaulis*. ***Apocynaceae***: *Rauvolfia serpentina*, *Vinca minor*. ***Aristolochiaceae***: *Aristolochia bracteata*. ***Asparagaceae***: *Polygonatum* sp. ***Asteraceae***: *Artemisia nitida*, *Carthamus tinctorius*, *Crepis capillaris*, *Elephantopus scaber*, *Hieracium racemosum*, *H. vulgatum*, *Parthenium argentatum*, *P. incanum*, *Taraxacum kok-saghyz*. ***Betulaceae***: *Alnus incana*. ***Brassicaceae***: *Arabis lyallii*, *A. hirsuta*, *Cardaminopsis halleri* (=*Arabis halleri*), *Syrenia cana*. ***Caryophyllaceae***: *Spergula arvensis*. ***Cannabiaceae***: *Cannabis sativa*. ***Casuarinaceae***: *Casuarina nana*. ***Chenopodiaceae***: *Beta vulgaris*. ***Clusiaceae***: *Hypericum maculatum*. ***Combretaceae***: *Calycopteris floribunda*, *Combretum decandrum*, *C. extensum*, *C. grandiflorum*, *Guirea senegalensis*, *Lumnitzera racemosa*, *Terminalia catappa*, *T. chebula*, *Poivrea coccinea*. ***Convolvulaceae***: *Convolvulus sepium*. ***Convallariaceae***: *Polygonatum* sp. ***Crassulaceae***: *Hylotelephium carpaticum* (=*Sedum fabaria* auct.). ***Cucurbitaceae***: *Cucumis sativus*, *Hodgsonia heteroclita*, *Momordica charantia*. ***Cuscutaceae***: *Cuscuta gigantea* (=*C. reflexa* auct.), *C. monogyna*. ***Cyperaceae***: *Cyperus articulatus*. ***Dipsacaceae***: *Cephalaria gigantea*. ***Dioscoreaceae***: *Dioscorea composita*. ***Dracenaceae***: *Dasylirion acrotrichum*. ***Empetraceae***: *Empetrum nigrum*. ***Erythroxylaceae***: *Erytroxilon coca*. ***Euphorbiaceae***: *Euphorbia helioscopia*, *E. platyphillos*. ***Fabaceae***: *Melilotus* sp., *Lotus corniculatus*, *Phaseolus vulgaris*, *Mimosa denhart*. ***Gentianaceae***: *Centaurium erythraea* (=*Erythraea centaurium*), *Gentiana cruciata*, *G. septemfida*. ***Grossulariaceae***: *Ribes alpinum*, *R. nigrum*, *Grossularia reclinata*. ***Hyacintaceae***: *Ornithogalum cuspidatum*, *O. magnum*, *O. pyrenaicum*. ***Hypericaceae***: *Hypericum quadrangulum* (=*H. tetrapterum*). ***Iridaceae***: *Iris pseudacorus*, *I. sibirica*. ***Juglandaceae***: *Carya illinoinensis*. ***Liliaceae***: *Cardiocrinum giganteum*, *Fritillaria caucasica*, *F. melagroides*, *Gagea chomutovae*, *G. lutea*, *G. tenuifolia*, *Lilium altissimum*, *L.×aurelianense*, *L. candidum*, *L. croceum*, *L. districhum* (=*L. hansoni*), *L. elegans*, *L. henryi*, *L. longiflorum*, *L. martagon*, *L. monadelphum*, *L. regale*, *L. tigrinum*, *L.×willmottiae*, *Tulipa eichleri*, *T. fosteriana*, *T. gesneriana*, *T. tarda*. ***Linaceae***: *Linum usitatissimum*. ***Lythraceae***: *Rotala hexandra*. ***Malvaceae***: *Althaea broussonetifolia*, *Lavatera thuringiana*, *Malva sylvestris*. ***Melastomataceae***: *Melastoma malabathricum*. ***Melanthiaceae***: *Iphigenia indica*, *Colchicum speciosum*. ***Meliaceae***: *Melia azadirachta* (=*Azadirchta indica*). ***Menyanthaceae***: *Nymphoides indicum* (=*Limnanthemum indicum*). ***Moraceae***: *Ficus afghanistanica*. ***Najadaceae***: *Najas major*, *Caulinia minor* (=*Najas minor*). ***Nyctaginaceae***: *Boerhaavia repanda*. ***Onagraceae***: *Epilobium nervosum*, *Ludwigia palustris*, *Zauschneria californica*. ***Orchidaceae***: *Calanthe vertichii*, *Cephalanthera damasonium*, *Cypripedium insigne*, *Dactylorhiza maculata* (=*Orchis maculata*), *D. incarnata* (=*Orchis strictifolia*), *Dendrobium nobile*, *Eleorchis striata* (=*Bletilla striata*), *Epipactis helleborine* (=*E. latifolia*), *Gymnadenia conopsea*, *Listera ovata*, *Orchis militaris*, *Platanthera chlorantha*, *Zygopetalum mackayi*. ***Paeoniaceae***: *Paeonia caucasica*, *P. lactiflora*, *P. majko*, *P. tenuifolia*. ***Papaveraceae***: *Argemone mexicana*. ***Piperaceae***: *Piperomia langsdorfii*. ***Plantaginaceae***: *Plantago coronopus*, *P. lanceolata*, *P. ovata*. ***Poaceae***: *Agropyron glabrum*, *Avena strigosa×A. fatua*, *Calamagrostis obtusa×C. purpurea*, *Hordeum vulgare*, *Oryza sativa*, *Pennisetum squamulatum*, *Poa alpina, P. glauca, P. palustris, P. pratensis, Saccharum spontaneum, Tripsacum dactyloides, Triticum spelta, Zea mays.* ***Polygonaceae***: *Atraphaxis frutescens.* ***Ranunculaceae***: *Aconitum napellus, Anemonoides nemorosa (=Anemone nemorosa), A. ranunculoides (=Anemone ranunculoides), Nigella arvensis.* ***Rhamnaceae***: *Zizyphus jujuba, Z. nummularia,* ***Rosaceae***: *Alchemilla monticola, A. stricta, Armeniaca vulgaris, Cydonia oblonga, Fragaria ananassa, F. vesca, Geum rivale, Malus baccata, M. domestica, M. prunifolia, Persica vulgaris, Potentilla reptans, Pyrus* sp., *Rubus* sp., *Sorbus bohemica.* ***Rutaceae***: *Citrus unshiu×C. ichandensis, Clausena lansium, Eugenia delavayi, Ravena spectabilis.* ***Saxifragaceae***: *Bergenia delavayi, B. crassifolia, B. mensch, Tellima grandiflora.* ***Scrophulariaceae***: *Anticharis linearis.* ***Simarubaceae***: *Brucea amarissima.* ***Solanaceae***: *Capsicum annuum, Lycopersicon esculentum, Nicotiana rustica, N. tabacum, N. glutinosa×N. tabacum, Solanum melongena.* ***Stachyuraceae***: *Stachyurus chinensis.* ***Tamaricaceae***: *Tamarix ericoides.* ***Tetradiclidaceae***: *Tetradiclis tenella.* ***Theaceae***: *Thea sinensis, T. japonica.* ***Trilliaceae***: *Trillium camschatcense, T. undulatum.* ***Violaceae***: *Viola declinata.* ***Zingiberaceae***: *Amomum dealbatum, Edyclinum acuminatum.* ***Zygophyllaceae***: *Peganum harmala, Zygophyllum* sp.

Число видов с диплоидной синергидной апогаметией значительно меньше. Всего она отмечена у 23 видов из 10 семейств.

Виды с диплоидной синергидной апогаметией

Alliaceae: *Allium odorum.* ***Amaryllidaceae***: *Habranthus andersoni.* ***Asteraceae***: *Antennaria carpatica, Hieracium pilosella, H. racemosum, H. vulgatum, Rudbeckia laciniata, R. sullivantii, R. triloba, Taraxacum alatum, T. officinale.* ***Betulaceae***: *Alnus rugosa.* ***Burmanniaceae***: *Burmannia coelestis.* ***Ochnaceae***: *Ochna serrulata.* ***Poaceae***: *Poa alpina, P. glauca, P. palustris, P. pratensis.* ***Polygonaceae***: *Atraphaxis frutescens.* ***Rosaceae***: *Alchemilla acutiloba, A. alpina, A. sericata.* ***Urticaceae***: *Elatostema eurhynchum.*

Антиподная апогаметия встречается значительно реже, чем синергидная апогаметия. Она отмечена у 27 видов из 14 семейств цветковых.

Антиподная апогаметия была установлена более 100 лет назад. Впервые антиподный зародыш наблюдал С. Третьяков (Tretjakow, 1895) у *Allium odorum*, затем F. Hedelmaier (1897). У того же вида лука ее наблюдали еще G. Haberlandt (1922) и Модилевский (Modilewski, 1925; Модилевский, 1928, 1931). Ее обнаружили несколько позднее также у *A. giganteum* (Guttenberg et al., 1954), *A. karataviense, A. schuberttii, A. aflatunense* (Миркамилов, 1972; Миркамилов, Дехканов, 1982) и у *A. schoenoprasum* (Гваладзе, 1976).

Источником антиподных зародышей, вероятнее всего, являются также яйцеклеткоподобные антиподы, т. е. достаточно крупные клетки, имеющие одну большую вакуоль, расположенную в базальной части, и ядро, смещенное в ее апикальную часть. Эти антиподы, располагаясь в халазальном конце зародышевого мешка, зеркально подобны яйцеклетке. Такие антиподы часто встречаются у видов *Allium* — *A. paniculatum* (Модилевский, 1928), *A. nutans* (Стожарова, 1982), *A. fistulosum* (Соколов, 1968); у *Trillium undulatum* (Swamy, 1948), *T. meleagroides* (Смирнов, Граханцева, 1982); у *Fritillaria caucasica* (Петрова, 1977), у *Sambucus racemosus* и особенно у *S. coreana* (Токс, 1977, 1980; Тучина, 1985); в сем. *Asclepiadaceae* — в родах *Ceropegia* и *Cynanchum* (Davis, 1966). В сем. *Asteraceae* такие антиподы отмечены, например, у *Vicoa auriculata, Laggera pterodonta, Blumea melabarica*, в родах *Rudbeckia* и *Aster*. Особенно поражали исследователей яйцеклеткоподобные антиподы у рудбекий (Навашин, 1898; Maheshwary, Srinivasan, 1944; Fagerlind, 1944; Rosen, 1944; Солнцева, 1973; Koscinska, 1980; Pajak, 1998). P. Maheshwary и A. Srinivasan (1944) первыми привели списки растений с такими антиподами; в дополнение к названным видам эти списки включали еще *Notoscordum fragrans*, виды *Ulmus, Cistaceae.*

В сем. *Solanaceae* у *Nicotiana tabacum* одна или все три антиподы по величине, расположению ядер и вакуолей, по интенсивности реакции Фельгена и присутствию эргастических веществ уподобляются яйцеклеткам. Число зародышевых мешков у сорта Дюбек-44 с такими яйцеклеткоподобными антиподами составляет около 5 %, а у амфидиплоида *N. tabacum×N. glauca* — 11 %. О. В. Овсянниковой и В. П. Банниковой (1978) было обнаружено деление таких антипод и образование 2—4-клеточных проэмбрио.

Однако несмотря на большое сходство антипод с яйцеклетками, у большинства растений зародышей из антипод не образуется. Среди вышеотмеченных растений достаточно развитые антиподные зародыши найдены лишь у видов *Ulmus* в гаплоидных зародышевых мешках. Обычно антиподы или постепенно дегенерируют, или в некоторых случаях делятся и образуют комплексы клеток, иногда похожие на молодые проэмбрио (Яковлев, Солнцева, 1965; Камелина, Яковлев, 1974). Дальнейшие деления антипод могут приводить к образованию крупных клеточных комплексов. Особенно это характерно для начальных стадий развития антипод у злаков. Достаточно крупные клеточные комплексы антипод наблюдаются, например, в роде *Stipa* (Яковлев, Солнцева, 1965). Но такие структуры не встречались в сформированном женском гаметофите; они встречались лишь в начальных стадиях его развития. Удалось проследить все последующие стадии преобразования таких антипод, и возможность их интерпретации как антиподных зародышей исключается. Поэтому для определения природы тех или иных эмбриональных структур в зародышевом мешке необходимо тщательно проследить их генезис. Только после досконального исследования дальнейшего развития таких комплексов можно судить, какую функцию они выполняют в последующей эволюции гаметофита и становятся ли они зародышами.

Антиподная апогаметия отмечается как в гаплоидных, так и в диплоидных гаметофитах. Она обнаружена как среди двудольных, так и у однодольных растений. У однодольных она отмечена у 10 видов из 5 семейств, у двудольных — у 17 видов из 9 семейств.

Гаплоидная антиподная апогаметия обнаружена у 9 семейств и 14 видов.

Виды с гаплоидной антиподной апогаметией

Alangiaceae: *Alangium lamarkii*. ***Alliaceae***: *Allium nutans, A. ramosum (=A. odorum.), A. karataviense*. ***Asteraceae***: *Solidago canadensis*. ***Betulaceae***: *Duschekia kamschatica*. ***Balsaminaceae***: *Impatiens maculata*. ***Crassulaceae***: *Sedum fabaria*. ***Liliaceae***: *Gagea chomutovae, Fritillaria meleagroides*. ***Poaceae***: *Paspalum scrobiculatum*. ***Ulmaceae***: *Ulmus americana, U. campestris, U. glabra.*

Диплоидная антиподная апогаметия указана для 5 семейств и 14 видов.

Виды с диплоидной антиподной апогаметией

Alliaceae: *Allium nutans, A. racemosum (=A. odorum)*. ***Asteraceae***: *Hieracium* sp., *H. flagellare, H. pillosella, Rudbeckia laciniata, R. sullivantii, R. triloba, Taraxacum palustre*. ***Betulaceae***: *Alnus rugosa*. ***Poaceae***: *Poa pratensis, Tripsacum dactiloides*. ***Urticaceae***: *Elatostema* sp., *E. sinuatum*.

Следует отметить, что B. Johry и K. Ambegaokar (1984) подвергли сомнению данные ряда авторов относительно возможности развития зародышей из антипод. Они считают, что сведения по *Allium odorum* (Модилевский, 1931), *Elatostema eusinuatum* (Fagerlind, 1944), *Paspalum scrobiculatum* (Narajanaswamy, 1955), *Solidago canadensis* (Pullajach, 1979), *Ulmus campestris* (Guignard, Mestre, 1966) ошибочны. Johri и Ambegaokar (1984) утверждают, что у этих видов после оплодотворения происходит лишь стимуляция развития одной или двух антипод. Эти антиподы дают клеточную массу, напоминающую молодой глобулярный проэмбрио, но далее рост прекращается и зародыш не формируется. Они считают, что нет ни одного примера полностью дифференцированного зародыша, развивающегося из антипод, при этом они упоминают рисунок сформированного двудольного зародыша в халазальной части зародышевого мешка у *Elatostema eusinuatum* (Fagerlind, 1944), рассматриваемого автором как антиподный зародыш. Но они полагают, что для доказательства антиподной апогаметии у *E. eusinuatum* требуются дополнительные исследования.

Существование антиподной апогаметии у нас не вызывает сомнения. Но действительно, идентифицировать ее очень трудно из-за того, во-первых, что она редко встречается, и, во-вторых, можно совершить ошибку, принимая делящиеся антиподы за настоящие проэмбрио, если не провести детального эмбриологического исследования. Антиподную апогаметию в сем. *Asteraceae* удалось обнаружить у *Rudbeckia laciniata* (Солнцева, 1973). Зародыш, расположенный в базальной части зародышевого мешка, был полностью развитым и вполне зрелым, но более подробно об этом случае речь будет идти ниже.

Battaglia (1955) уже приводит рисунок проэмбрио *Rudbeckia sullivantii*, состоящего из нескольких клеток. Поскольку в этом проэмбрио имелись не только крупные ядра, но и мелкие, автор полагал, что по аналогии с яйцеклеточным этот антиподный зародыш развивается тоже гемигамно (ядро спермия, проникая в него, не сливается с ядром яйцеклетки, стимулирует ее дальнейшее развитие).

Еще Третьяков (Tretjakow, 1895) отмечал деление антипод и образование антиподных зародышей у *Allium odorum*. Модилевский (1931) подтвердил образование антиподных зародышей у того же вида. После замечания Johri и Ambegaokar (1984) M. Wojciechowicz и K. Strzellcka (1997) вновь переисследовали антиподную апогаметию у *A. odorum* и наблюдали образование антиподных зародышей вплоть до глобулярной стадии (до 12 сут после удаления пыльников); но затем развитие зародышей останавливалось и они отмирали.

Сведения о наличии зрелого антиподного зародыша у *Elatostema eusinuatum* (Fagerlind, 1944) кажутся вполне надежными, поскольку они хорошо документированы приведенными иллюстрациями.

Еще более укрепляется эта позиция случаями оплодотворения антипод (рис. 1, *б—г*) у ряда видов *Lilium* (Кравец, 1986, 1987) и развития антиподных проэмбрио без их оплодотворения у *Fritillaria meleagroides* (Смирнов, Граханцева, 1982). К сожалению, материалы по оплодотворению антипод *Lilium* были опубликованы лишь в автореферате кандидатской диссертации Е. И. Кравец (1987) и не были иллюстрированы. Любезно предоставленные мне автором прекрасные рисунки этого явления вызвали желание сделать их достоянием научной общественности и тут же опубликовать, что я и делаю с согласия автора (рис. 1, *б—г*). Описание происходящих процессов дается согласно тексту автореферата. В оплодотворении верхней антиподы лилии, как описывает Кравец (1987), участвуют спермии дополнительных пыльцевых трубок, проникающих в халазальную часть зародышевого мешка. Спермии из пыльцевых трубок, излившихся в халазальную часть гаметофита, расходятся к женским ядрам (рис. 1, *в*, *г*). Один из них проникает в цитоплазму антиподы и вступает в контакт с ее ядром. Второй направляется к нижнему полярному ядру или контактирует с нижними клетками антипод (рис. 1, *д*). Затем хроматин спермия в контакте с ядром антиподы деспирализуется и формируется ядрышко. Процесс оплодотворения в антиподе осуществляется так же, как и в яйцеклетке, лишь с той разницей, что спермии, попавшие в халазальную область зародышевого мешка, находятся на более позднем этапе своего развития, чем те, которые проникают в область яйцевого аппарата.

У *Fritillaria caucasica* (Петрова, 1977) антиподы постоянно делятся и на поздних стадиях развития они содержат 4 клетки. Исследование *F. meleagroides* (Смирнов, Граханцева, 1982) установило необычное поведение антипод. Развитие зародышевого мешка у этого вида идет по типу Fritillaria, т. е. с образованием триплоидных ядер в халазальной части гаметофита и формированием 2 антиподных клеток (реже 3). Антипода, расположенная ближе к халазе, сразу дегенерирует, а вторая антипода, контактирующая с центральной клеткой, остается жизнеспособной. До оплодотворения эта клетка находится в угнетенном состоянии, а после начала делений в центральной клетке и образования ядерного эндосперма она восстанавливает свою жизнеспособность, обогащается цитоплазмой, усиливается функция ее ядра, увеличивается его ядрышко. Эта антипода морфологически напоминает зиготу. Далее отмечаются деления в этой антиподе с образованием обычно 2 клеток, а позднее возникают 3- и 5-клеточные зародышеподобные структуры. Их начальное развитие сходно с развитием зародышей зиготного и синергидного происхождения, но без оплодотворения. Авторы полагают, что стимулом для развития антиподного зародыша является развитие эндосперма. Дальнейшая судьба таких проэмбрио не прослежена, но, очевидно, они позднее отмирают. Вполне возможно, что апогамному развитию антиподных зародышей способствует триплоидное состояние ядра антиподы. Хотя и у лилии в случае оплодотворения антипод их триплоидное состояние также не препятствует оплодотворению этих клеток, а возможно, именно это и способствует их более высокой жизнеспособности и сохранению их «гаметного» состояния.

Исследования ультраструктуры клеток как яйцевого аппарата, так и антипод у рудбекии — *Rudbeckia hirta* (Плющ, 1989), лилии — *Lilium regale* и *L. candidum* (Плющ, 1987; Кордюм и др., 1980; Хведынич, 1988), ивы (Плющ, 1988), *Adoxa moschatellina* (Плющ, Банникова, 1989) показали принципиальную возможность развития этих клеток в зародыши. Основным свойством клеток, которые могут стать зародышами, является отсутствие на их апикальных концах полисахаридной оболочки. Клетки яйцевого и антиподального аппаратов по мере созревания зародышевого мешка теряют полисахаридные оболочки и контакт с центральной клеткой осуществляется исключительно плазмалеммами. Это свойство обеспечивает свободное продвижение спермиев к женским клеткам. Однако у таких клеток сохраняется и способность развивать зародыши без оплодотворения. Надо думать, что таких возможностей больше у клеток с диплоидным числом хромосом, что мы и встречаем у *Fritillaria*, *Lilium* и *Rudbeckia*, которые характеризуются диплоидными ядрами, вследствие специфики типа формирования гаметофита.

При исследовании клеток зародышевого мешка *Rudbeckia hirta* (Плющ, 1989) выяснилось, что яйцеклетка и яйцеклеткоподобная антипода очень сходны по строению. Помимо наличия только плазмалемм в их апикальных частях, они имеют большое сходство ультраструктурной организации. Для них характерна очень высокая плотность распределения рибосом. В обеих клетках преобладающими органеллами являются митохондрии и пластиды, эндоплазматический ретикулум цистерноидный и слабо развит, как и аппарат Гольджи. Такое же сходство ультраструктуры обнаружено у синергид и синергидообразных антипод, их ультраструктура значительно отличается от таковой яйцеклетки и яйцеклеткоподобной антиподы. Этими исследованиями подтверждается, что сходство внутреннего строения обусловливает и сходство функционального назначения клеток. При получении таких данных становится возможным понять факт проникновения спермия в цитоплазму антиподы у *Rudbeckia sullivantii*, который наблюдал Battaglia (1955). А обнаружение 2 развитых зародышей — яйцеклеточного и антиподного — в одной семяпочке у *R. laciniata* (Солнцева, 1973) в сочетании с вышеизложенными ультраструктурными исследованиями (Плющ, 1989) позволяет еще раз поддержать идею тотипотентности клеток женского гаметофита, высказанную ранее (Яковлев, 1957; Яковлев, Солнцева, 1965).

В наших исследованиях также неоднократно встречались случаи апогаметии.

Изучив более 50 видов цветковых растений, мы впервые обнаружили синергидную апогаметию у представителей 8 видов разных семейств: это *Rudbeckia laciniata*, *Taraxacum alatum* (*Asteraceae*); *Argyropsis candida*, *Sternbergia fisheriana* (*Amaryllidaceae*); *Carya illinoinensis* (*Juglandaceae*); *Cephalaria gigantea* (*Dipsacaceae*); *Fragaria ananassa* (*Rosaceae*); *Hordeum vulgaris* (*Poaceae*). Кроме того, нами впервые представлены иллюстрации эмбриологических картин, подтверждающих синергидную апогаметию у *Poa glauca* (рис. 2) и *P. palustris* (табл. II). Сообщения о наличии апогаметии у этих 2 видов имелись в литературе (*Kiellander*, 1937; Жиров, 1967, 1970), но документально они не были подтверждены.

Среди 367 тотально выделенных зародышевых мешков и более 6 сотен микротомных препаратов *Rudbeckia laciniata* найден лишь один случай синергидной апогаметии. С помощью препаровальных игл из семяпочек сначала были извлечены зародышевые мешки. Они просматривались под микроскопом, и затем из них вычленялись целиком зародыши на разных стадиях развития. Среди них были обнаружены 2 зародыша, расположенные рядом друг с другом в микропилярной части зародышевого мешка (табл. I, *1*). Судя по морфологии и их взаимному расположению, зародыш меньшего размера, расположенный ближе к микропиле, является синергидным, а более крупный — зиготного происхождения. Оба зародыша находятся в тесном контакте друг с другом, так что не вызывает сомнения, что они являются производными одного яйцевого аппарата. При исследовании зародышевых мешков рудбекии обнаружено, что после оплодотворения неповрежденная синергида обычно

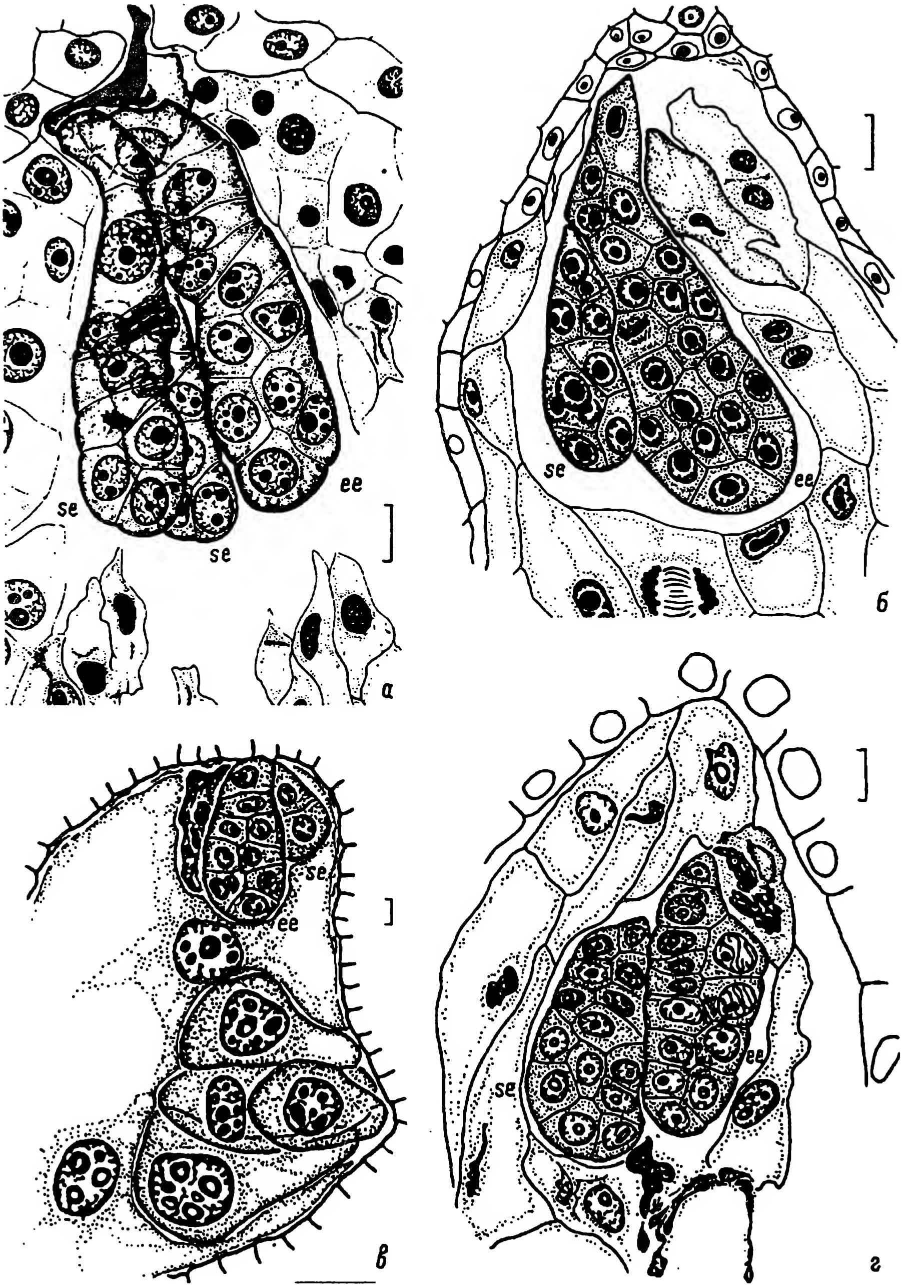


Рис. 2. Синергидная апогаметия.

а — у *Cephalaria gigantea*: три зародыша, два из них синергидного происхождения (*se*), третий — яйцеклеточного (*ee*); *б* — у *Taraxacum alatum*: яйцеклеточный партеногенетический проэмбрио (*ee*) и синергидный (*se*) меньший проэмбрио; *в* — у *Poa glauca*: яйцеклеточный (*ee*) более развитый проэмбрио и синергидный двуклеточный проэмбрио (*se*), сильно развитые антиподы и два ядра эндосперма; *г* — у *Hordeum vulgare*: два проэмбрио, один из них синергидного происхождения (*se*), другой — из зиготы (*ee*), сохранились остатки разрушенной синергиды.

некоторое время остается жизнеспособной, но затем отмирает. К сожалению, нам не удалось встретить картин деления синергид на более ранних стадиях развития. Этот синергидный зародыш уже довольно развитый, многоклеточный, и нет никаких оснований полагать, что он не сможет развиваться далее и сформировать зрелый зародыш.

У *R. laciniata* нами (Солнцева, 1973) был обнаружен и случай развития антиподного зародыша (табл. I, *2—4*). 2 довольно крупных зародыша, развившихся из клеток противоположных полюсов зародышевого мешка, были дифференцированными и имели семядоли, радикулу и точку роста (почечку). Большой зародыш, расположенный в микропилярной части зародышевого мешка, имел хорошо развитые семядоли. Они охватывали семядоли антиподного зародыша и располагались к ним в перпендикулярной плоскости. Семядоли последнего значительно мельче, короткие и закругленной формы (на апикальных концах). После окраски и приготовления из них микротомных препаратов установлено, что оба зародыша имеют хорошо выраженную прокамбиальную систему. Этот случай, насколько мне известно, является первым примером, показывающим зрелый антиподный зародыш в полиэмбрионатной паре. Зиготный зародыш, как и антиподный, у этого вида должен быть одинаковой плоидности, т. е. оба зародыша диплоидные, так как зародышевый мешок у рудбекии диплоидный (развивается по типу Ixeris), а сам зародыш развивается из яйцеклетки путем гемигамии (при гемигамии большинство клеток зародыша имеют ядра материнского происхождения и являются диплоидными).

Два зародыша, развивающиеся из клеток яйцевого аппарата, обнаружены у *Taraxacum alatum* только однажды (Солнцева, 1987). Оба зародыша (рис. 2, *б*) расположены в микропилярной части зародышевого мешка. Большой зародыш, расположенный ближе к центру зародышевого мешка, сформировался из яйцеклетки и является партеногенетическим. Меньший зародыш, 10-клеточный, находится рядом с ним. Он занимает латеральное положение в зародышевом мешке. Этот проэмбрио произошел из синергиды и является апогаметическим. О его происхождении можно заключить из того, что рядом с яйцеклеточным зародышем находится неразрушенная, хотя и деформированная, вторая синергида. Следов проникновения пыльцевой трубки в зародышевый мешок нет. Эндосперм — партеногенетического происхождения, как это происходит у многих триплоидных одуванчиков, поскольку зародышевый мешок развивается по типу Taraxacum и является диплоидным, диплоидными же являются и оба зародыша.

У *Cephalaria gigantea* мы обнаружили (рис. 2, *а*) 3 зародыша в микропилярной части зародышевого мешка. Все проэмбрио были почти одинаковой величины (8—12-клеточные) и имели вполне жизнеспособный вид. В микропиле сохранились остатки пыльцевой трубки, рядом с которой располагалась еще не дегенерировавшая синергида. Эндосперм — клеточный, что соответствовало типу его развития у этого вида. Трудно объяснить эту картину. Надо признать тогда наличие 4-клеточного яйцевого аппарата, однако до того не встречались случаи аномального развития зародышевого мешка (зародышевый мешок развивается по типу Polygonum). Однако не приходится сомневаться, что в этом мешке имеются 3 зародыша. Возможно, один из зародышей появился в результате расщепления зиготного, а другой развился из синергиды.

Среди исследованных представителей сем. *Poaceae* была обнаружена синергидная апогаметия у *Poa glauca*, собранного на о-ве Врангеля (Солнцева и др., 1977). Два зародыша (рис. 2, *в*) наблюдались на ранней стадии развития. Один из них — яйцеклеточного происхождения, состоял из 12 клеток; другой — синергидный, 2-клеточный, располагался рядом. Около крупного зародыша находилась синергида с явными признаками дегенерации. После проникновения пыльцевой трубки в зародышевом мешке обычно начинается деление первичного ядра эндосперма. Оно происходит между яйцевым аппаратом и антиподами. В этом зародышевом мешке по бокам крупных антипод расположены 2 ядра эндосперма. Плоидность зародышей одинакова — они диплоидные, так как развитие зародышевых мешков идет по типу Hieracium, а оплодотворяется только центральное ядро.

Среди мятликов синергидная апогаметия обнаружена нами и у *Poa palustris*. Два рядом расположенных зародыша (табл. II) находятся на более продвинутой стадии развития. Зародыш, развившийся из яйцеклетки, значительно продвинут в своем развитии. У него уже заложились органы и хорошо выражен щиток. Он занимает центральное положение в семяпочке и находится в тесном контакте с эндоспермом. Синергидный проэмбрио менее развит, состоит из 32 клеток и примыкает к подвеску яйцеклеточного зародыша. Контакта с клетками эндосперма у него нет. Не только более позднее его возникновение, но, возможно, и потеря этого контакта определяют замедленные темпы его развития. Признаков дегенерации у него не обнаружено. Вторая синергида уже дезинтегрировала. Плоидность зародышей (и синергидного, и яйцеклеточного) должна быть одинаковой, так как развитие зародышевых мешков у *P. palustris* идет по типу Hieracium, а оплодотворение отсутствует.

В этом же сем. *Poaceae* нами (Solntseva et al., 1989) впервые была обнаружена синергидная апогаметия в гаплоидных зародышевых мешках у ячменя *Hordeum vulgare* (рис. 2, *г*). Два зародыша расположены в микропилярной части зародышевого мешка, и оба проэмбрио находятся на одинаковой стадии развития (14—16-клеточные). Яйцеклеточный зародыш занимает центральное положение и находится в тесном контакте с дегенерирующей второй синергидой; синергидный — занимает латеральное положение. Эндосперм половой природы, нормально развит.

Синергидная апогаметия обнаружена в зародышевых мешках пекана *Carya illinoinensis* (Солнцева, Дгебуадзе, 1976) лишь в двух случаях, причем оба раза в неоплодотворенных зародышевых мешках. В первом случае (рис. 3, *а*) еще до деления яйцеклетки произошло деление ядра одной из синергид. Никаких признаков проникновения пыльцевой трубки в зародышевый мешок не наблюдалось. Ядра (производные ядра синергиды) располагались в обычном для синергиды месте и имели по одному ядрышку. Между ядрами не заложилось клеточной перегородки. Вторая синергида имела нормальный вид. Центральное ядро располагалось, как обычно, около яйцеклетки.

Другая картина (рис. 3, *б*) наблюдалась в стареющем зародышевом мешке пекана (около 60 сут после начала цветения). Здесь имели место партеногенетическое развитие яйцеклетки и синергидная апогаметия. В зародышевом мешке без всяких признаков проникновения пыльцевой трубки обнаружен многоядерный ценоцит, в котором насчитывалось 36 ядер. Он яйцеклеточного происхождения и без всяких признаков клеткообразования. Ядра этого ценоцита имели разную величину, но большинство из них содержали по одному ядрышку (редко 2). В одной из синергид ядро поделилось дважды и появилось 4 попарно расположенных ядра, тоже без всяких признаков клеткообразования (окраска алциановым синим). Другая синергида сохранилась неповрежденной, и ядро в ней не поделилось. Около партеногенетического яйцеклеточного ценоцита располагалось сильно деформированное неоплодотворенное ядро центральной клетки. В оплодотворенных семяпочках пекана зигота делилась в норме через 45—49 сут после опыления, и все деления сопровождались формированием клеточных перегородок. Партеногенетические ценоциты (как синергидный, так и яйцеклеточный), хотя их и можно рассматривать как случаи апогаметии (первый) и партеногенеза (второй), скорее всего погибнут при дальнейшем развитии и не дадут зародышей. Такие случаи еще раз подтверждают то, что потенциальная возможность формирования синергидных зародышей и реальная способность их развития — это разные вещи.

В сем. *Amaryllidaceae* обнаружена синергидная апогаметия у двух родов — *Argyropsis* (*A. candida*) и *Sternbergia* (*S. fisheriana*) (Солнцева, Ворсобина, 1972; Ворсобина, Солнцева, 1973, 1990).

У *Argyropsis candida* (рис. 3, *в*) найдены два зародыша, лежащие рядом. Один из них 4-клеточный с обычным Т-образным расположением клеток. Этот крупный зародыш развивался из яйцеклетки после оплодотворения. В каждом ядре его клетки находится по два крупных ядрышка. Рядом с ним расположена разрушенная синергида. Второй проэмбрио (слева) апогаметичный, он развился из синергиды. В нем

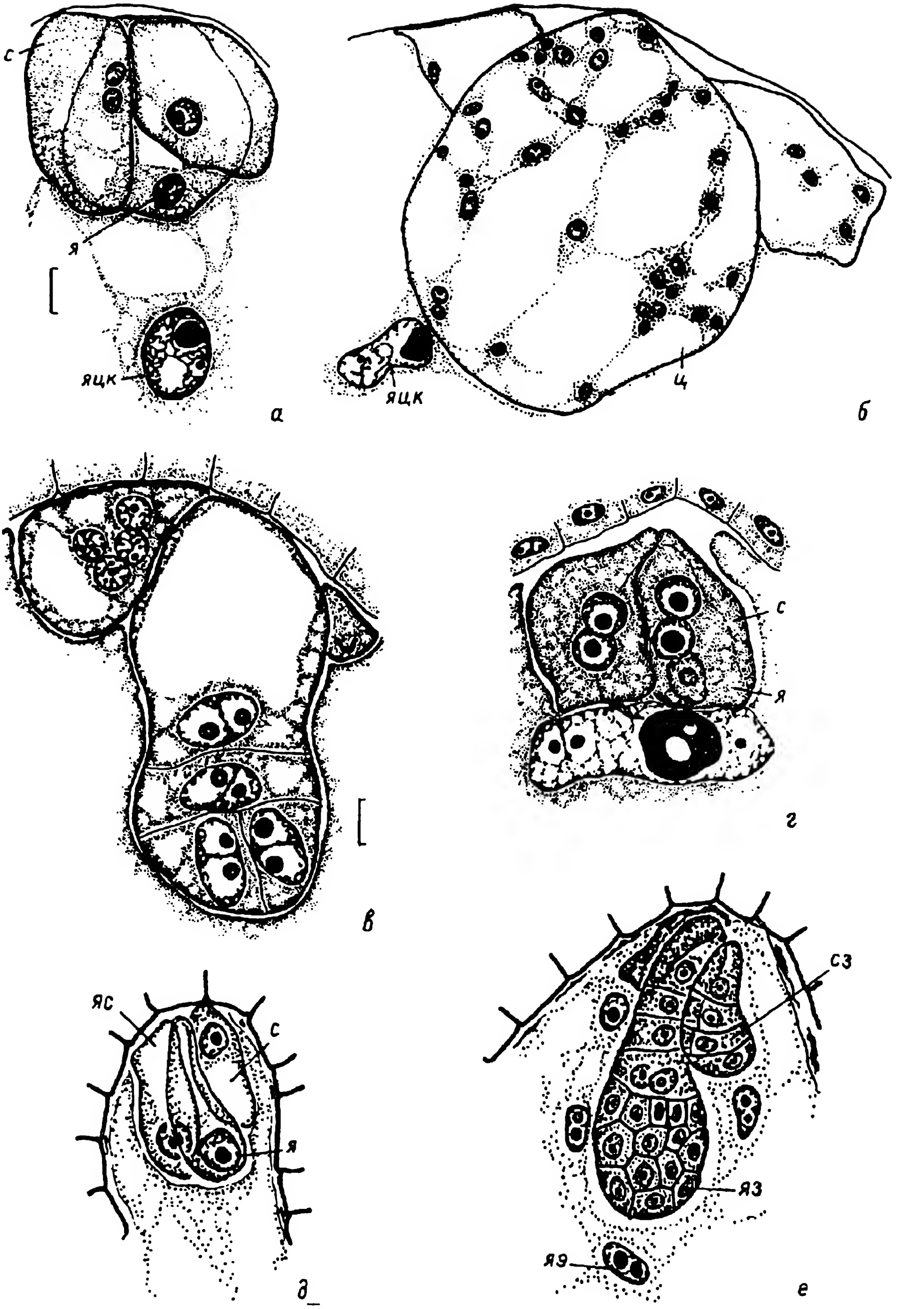


Рис. 3. Синергидная и антиподная апогаметия.

а, б — *Carya illinoinensis*: *а* — ядро одной из синергид поделилось без образования клеточной перегородки, *б* — ядро одной из синергид прошло два деления, клеточных перегородок не заложилось, вторая синергида целая, из яйцеклетки партеногенетически развивается многоядерный ценоцит, клеточных стенок не образовалось; *в* — *Argyropsis candida*: зиготный проэмбрио с обычным Т-образным расположением клеток, в одной из синергид прошло 2 деления ядра без образования клеточных перегородок, вторая синергида разрушена пыльцевой трубкой; *г* — *Sternbergia fisheriana*: в неоплодотворенном зародышевом мешке ядра обеих синергид поделились без образования клеточных перегородок; *д, е* — *Fragaria ananassa*: яйцевой аппарат с одной яйцеклеткой, одной яйцеклеткоподобной синергидой и одной синергидой; *е* — два зародыша (яйцеклеточный — проэмбрио и синергидный) и остатки дегенерирующей синергиды; ядра эндосперма концентрируются около зародышей. *с* — синергида, *сз* — синергидный зародыш, *ц* — ценоцит, *я* — яйцеклетка, *яз* — яйцеклеточный зародыш, *яцк* — ядро центральной клетки, *яэ* — ядро эндосперма. Масштабная линейка — 100 мкм.

содержится 4 мелких ядра, имеющих по одному ядрышку. Все ядра расположены в базальной части клетки (где обычно лежит ядро синергиды), а апикальная часть занята вакуолью. Эти признаки указывают на синергидное происхождение второго проэмбрио, причем можно заключить, что этот ценоцитный проэмбрио развился без оплодотворения. Между ядрами синергидного зародыша клеточные стенки отсутствуют (окраска алциановым синим). Эндосперм у этого вида половой природы, развивается по типу Helobia. Тип развития зародышевого мешка, к сожалению, нами не установлен, но судя по всему он гаплоидный. В разбираемом случае эндосперм развивается нормально, и есть основания полагать, что в таком проэмбрио в дальнейшем может наступить клеткообразование и зародыш будет развиваться дальше.

У *Sternbergia fischeriana* в стареющих зародышевых мешках обнаружены также 2 рядом расположенных двуядерных ценоцита (рис. 3, *г*). Их ядра расположены в центральной части клетки и содержат по одному ядру с единственным ядрышком. Между ядрами тоже нет клеточных перегородок. За ними расположена неоплодотворенная яйцеклетка с более крупным ядром, находящимся в апикальной части клетки. Синергидные зародыши, конечно, гаплоидные, поскольку нет и следов пыльцевой трубки. Обычно оплодотворение происходит на 3-и сут после опыления. Такой вид яйцевой аппарат приобретает при задержке опыления в течение 10 сут. Ядро центральной клетки находится в очень тесном контакте с яйцевым аппаратом.

У *Fragaria ananassa* полиэмбриония в основном обусловлена формированием нескольких зародышевых мешков в одной семяпочке и развитием зародышей из оплодотворенных яйцеклеток разных зародышевых мешков (Солнцева, 1957б). Зародышевые мешки, развивающиеся у земляники по типу Polygonum, гаплоидные, имеют нормально сформированный яйцевой аппарат обычного плана строения. Но иногда в яйцевом аппарате обнаруживаются 2 яйцеклеткоподобные клетки (рис. 3, *д*) или все клетки яйцевого аппарата подобны яйцеклеткам (Солнцева, 1957б). Однажды встретились два проэмбрио (рис. 3, *е*) разных размеров на ранней стадии развития, развившиеся из клеток одного яйцевого аппарата. Один из них был зиготным, многоклеточным, обычного плана строения, другой — лишь 4-клеточным. Он располагался около подвеска зиготного зародыша, этот зародыш синергидного происхождения. В микропилярной части зародышевого мешка сохранились остатки синергиды. Эндосперм в это время нуклеарный, что свойственно землянике на этой стадии развития. Однажды встретился случай объединения яйцевых аппаратов двух зародышевых мешков, расположенных в одной семяпочке.

Таким образом, среди исследованных растений у *Rudbeckia laciniata*, *Poa glauca*, *P. palustris* и *Taraxacum alatum* синергидная апогаметия представлена в нередуцированной форме (что установлено по типу развития гаметофитов), у остальных — в редуцированной. Первые деления проэмбрио происходят нормально и сопровождаются клеткообразованием. У некоторых видов (*Argyropsis candida*, *Sternbergia fisheriana*, *Carya illinoinensis*) первые деления ядер синергид не сопровождаются клеткообразованием. Случай формирования развитого антиподного зародыша у *Rudbeckia laciniata* является еще одним доказательством наличия антиподной апогаметии у растений.

Анализ литературных данных и результаты собственных исследований показывают, что апогаметия — реально существующее явление — встречается во многих таксонах цветковых. Ее выявить достаточно сложно, чему способствуют причины как субъективного, так и объективного порядка. Более частое обнаружение ранних стадий развития апогаметичных зародышей, чем зрелых, говорит о том, что возможности их развития ограничены (вероятно, из-за конкуренции с яйцеклеточным). Однако в ряде случаев они достигают зрелости и являются единственным источником полиэмбрионии у ряда таксонов. Сводка по полиэмбрионии, составленная А. С. Селивановым (1983), подтверждает и широту распространения апогаметии. Полиэмбриония, обнаруженная методом проращивания семян, значительно превосходит наш список, составленный в результате трудов эмбриологов. Это еще раз говорит о сложностях проведения подобных исследований и, с другой стороны, косвенно подтверждает, что апогаметия не столь уж редкое явление. Разницу в числе случаев апогаметии на ранних стадиях развития и на поздних можно объяснить различием между потенциальной и реальной способностями формирования апогаметичных зародышей (Камелина, 1994а, б), что само собой очевидно. Конкретные условия, складывающиеся в гаметофите как в момент его становления, так и в разные фазы оплодотворения, играют здесь существенную роль. Апогаметия, безусловно, является проявлением тотипотентности клеток зародышевого мешка, что подтверждают и данные электронной микроскопии. Эта тотипотентность выражается как в способности этих клеток быть оплодотворенными, так и в возможности их автономного развития.

В связи с вышесказанным следует различать две формы апогаметии:

а) эугамную апогаметию (синергидную и антиподную), т. е. развитие зародыша из синергиды или антиподы в результате оплодотворения этих клеток;

б) апогамную апогаметию (синергидную и антиподную), т. е. развитие зародыша из синергиды или антиподы без оплодотворения этих клеток.

Последний случай и составляет предмет рассмотрения этого явления в рамках проблемы апомиксиса, в связи с чем подлежит некоторой коррекции и система классификации апомиксиса.

В заключение можно сказать, что проведенные нами исследования, как и анализ литературы, позволяют судить, насколько тот или иной тип апогаметии распространен среди покрытосеменных. Она проявляется в форме синергидной и антиподной апогаметии и отмечена как среди двудольных, так и однодольных растений у таксонов разного филогенетического уровня. Она встречается как в гаплоидных, так и в диплоидных зародышевых мешках. Апогаметия, будучи проявлением тотипотентности клеток зародышевого мешка, является одним из источников полиэмбрионии.

После того как эта статья была сдана в редакцию Ботанического журнала, появились статья R. Czapik (1997) и сообщения в «Apomixis Newsletter» (Mu et al., 1998; Pajak, 1998); с большим удовлетворением я обнаружила, что многие положения, высказанные в этих статьях, совпадают с моим мнением.

Выражаю глубокую признательность Е. А. Кравец (Институт клеточной биологии, Киев) за разрешение опубликовать оригинальные рисунки обнаруженного ею уникального явления оплодотворения антипод у растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арефьев В., Лисовенко Л. Англо-русский толковый словарь генетических терминов. М., 1995. 360 с.

Банникова В. П., Овсянникова О. В. Цитохимические предпосылки развития апогамных зародышей // Проблемы апомиксиса у растений и животных. Новосибирск, 1973. С. 50—54.

Банникова В. П., Хведынич О. А. Основы эмбриологии растений. Киев, 1982. 164 с.

Варшанина Т. П. Изучение полиэбрионии у томата, перца и баклажана (*Solanaceae* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1979. 18 с.

Варшанина Т. П., Орел Л. И. Эмбриологическое изучение полиэмбрионии у томата // Тр. по прикл. ботан., генет. селекции. 1980. Т. 67. Вып. 3. С. 108—118.

Ворсобина Л. И., Солнцева М. П. Оплодотворение и ранний эмбриогенез у *Zephyranthes candida* Herb. // Половой процесс и эмбриогенез. М., 1973. С. 41—42.

Ворсобина Л. И., Солнцева М. П. Семейство *Amaryllidaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых. Однодольные (*Butomaceae* — *Lemnaceae*). Л., 1990. С. 186—194.

Гваладзе Г. Е. Халазальное полярное ядро центральной клетки зародышевого мешка покрытосеменных. Тбилиси, 1976. 86 с.

Гваладзе Г. Е., Криалишвили Л. Г. К эмбриологии рода *Colchicum* L. // Изв. АН ГССР. Сер. биол. 1989. Т. 15. № 2. С. 110—119.

Герасимова Е. Н. Гаплоидное растение *Crepis tectorum*, полученное экспериментально // Биол. журн. 1936. Т. 5. С. 5—8.

Герасимова-Навашина Е. Н. Цитологические данные о стимуле к развитию клеток зародышевого мешка (растений) // Тр. БИН АН СССР. Сер. 7. Л., 1962. С. 238—249.

Глазунова Л. П. Апомиксис у восточноевропейских представителей рода *Alchemilla* L.: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 251 с.

Джори Б. М., Амбегаокар К. В. Эмбриология: вчера и сегодня // Эмбриология растений. М., 1990. Т. 1. С. 9—65.

Еналеева Р. Х. Изучение неоплодотворенных зародышевых мешков табака // Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов, 1978. Вып. 4. С. 29—30.

Жиров Е. Г. Цитоэмбриологическое изучение исследования диплоспории у *Poa palustris* // Цитология и генетика культурных растений. Новосибирск, 1967. С. 184—201.

Жиров Е. Г. Влияние числа хромосом на апомиксис у *Poa palustris* // Апомиксис и селекция. М., 1970. С. 184—201.

Звержанская Л. С. Цитоэмбриологическое изучение партеногенеза и многозародышевости у инбредной и двух реституционных линий кукурузы // Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов, 1983. Вып. 9. С. 104—110.

Звержанская Л. С., Кайро М. П., Гришина Е. В. Цитоэмбриологическое доказательство развития зародыша без оплодотворения у кукурузы // Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов, 1978. Вып. 4. С. 44—45.

Иоффе М. Д. Процесс оплодотворения у *Anemone nemorosa* L. и *A. ranunculoides* L. // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 1. С. 108—109.

Камалова Г. В., Абуховская Ф. П. Эмбриология видов семейства Мальвовых. Ташкент, 1986. 128 с.

Камелина О. П. О синергидной апогаметии в роде *Tetradiclis* Staw. // Апомиксис у растений. Состояние проблемы и перспективы исследований. Тр. симпоз. (21—24 июня 1994 г.). Саратов, 1994а. С. 69.

Камелина О. П. Эмбриология и систематическое положение рода *Tetradiclis* (*Tetradilidiaceae*) // Бот. журн. 1994б. Т. 79. № 5. С. 11—27.

Камелина О. П., Яковлев М. С. Развитие зародышевого мешка в роде *Morina* L. // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 11. С. 1609—1617.

Кобахидзе Л. А. К эмбриологии *Lilium szovitsianum* Fisch. et Lall. // Сообщ. АН ГССР. 1965. Т. 37. № 3. С. 661—667.

Кобахидзе Л. А. Апомиксис у эндемичных для Кавказа видов лилий // Апомиксис и селекция. М., 1970. С. 160—164.

Кордюм Е. Л. Цитоэмбриология семейства зонтичных (*Apiaceae*). Киев, 1967. 176 с.

Кордюм Е. Л., Недуха Е. М., Сидоренко П. Г. Структурно-функциональная характеристика растительной клетки в процессах дифференцировки и дедифференцировки. Киев, 1980. 111 с.

Кравец Е. А. Особенности проникновения пыльцевых трубок в зародышевый мешок и оплодотворение антипод у лилии // Всесоюз. совещ. по эмбриологии растений: Тез. докл. Кишинев, 1986. С. 158.

Кравец Е. А. Развитие зародышевого мешка и процесс оплодотворения у представителей рода *Lilium* (Tourn.) L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1987. 16 с.

Левина Р. Е. Очерки по систематике растений. Ульяновск, 1971. 190 с.

Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений (обзор проблемы). М., 1981. 96 с.

Миркамилов М. А. Полиэмбриония у видов рода *Allium* (секция *Molim* Don.) // Докл. АН УзССР. 1972. № 6. С. 48—49.

Миркамилов М. А., Дехканов Ф. Сравнительно-эмбриологическое исследование видов рода *Allium* L. // Проблемы гаметогенеза, оплодотворения и эмбриогенеза: Материалы VIII Всесоюз. совещ. по эмбриологии растений. Ташкент, 1982. С. 95—96.

Мовсесян С. Н. К характеристике типов зародышевого мешка *Rudbeckia triloba* L. (*Asteraceae*) // Биология (Ереван). 1979. № 1. С. 42—49.

Мовсесян С. Н., Багдасарян А. Н. Поведение антиподального аппарата *Rudbeckia speciosa* // Биол. журн. Армении. 1966. Т. 19. № 7. С. 47—52.

Модилевский Я. С. Дальнейшие исследования по эмбриологии и цитологии видов *Allium* // Вісн. Київ. бот. саду. 1928. № 7-8. С. 57—64.

Модилевский Я. С. Про утворения зародків *Allium odorum* L. // Вісн. Київ. бот. саду. 1931. Вып. 12-13. С. 27—48.

Модилевский Я. С. Апомиксис у покрытосеменных растений // Бот. журн. 1948. Т. 31. № 1. С. 5—20.

Навашин С. Г. Результаты пересмотра процессов оплодотворения у *Lilium martagon* и *Fritillaria tenella* (1898) // С. Г. Навашин. Избранные труды. М.; Л., 1951. Т. 1. С. 226—240.

Наумова Т. Н. Семейство *Trilliaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Однодольные (*Butomaceae—Lemnaceae*). Л., 1990. С. 151—159.

Наумова Т. Н., Яковлев М. С. Развитие эмбриональных структур *Trillium camschatense* Ker-Gawl. после оплодотворения // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 5. С. 625—635.

Ноглер Г. Гаметофитный апомиксис // Эмбриология растений. М., 1990. Т. 2. С. 39—91.

Овсянникова О. В., Банникова В. П. Предпосылки к апогамии у амфидиплоидов *Nicotiana* // Апомиксис и цитоэмбриология растений. Вып. 4. 1978. С. 86—88.

Петров Д. Ф. Генетические основы апомиксиса. Новосибирск, 1979. 276 с.

Петрова Т. Ф. Цитоэмбриология лилейных, подсемейство *Lilioideae*. М., 1977. 214 с.

Плющ Т. А. Ультраструктура зародышевого мешка *Lilium regale* и *Lilium candidum* (*Liliaceae*) до оплодотворения // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 5. С. 651—657.

Плющ Т. А. К вопросу о функциях синергид покрытосеменных // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 8. С. 1140—1146.

Плющ Т. А. Ультраструктура зародышевого мешка *Rudbeckia hirta* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 7. С. 932—939.

Плющ Т. А., Банникова В. П. Ультраструктура зародышевого мешка и зародыша *Calanthe vestita* (*Orchidaceae*) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 10. С. 1401—1409.

Плющ Т. А., Банникова В. П. Ультраструктура зародышевого мешка и оплодотворение у *Adoxa moschatellina* (*Adoxaceae*) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 59—65.

Поддубная-Арнольди В. А. Значение эмбриологических исследований для построения филогенетической системы покрытосеменных растений // Проблемы ботаники. М.; Л., 1958. Вып. 3. С. 196—247.

Поддубная-Арнольди В. А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М., 1976. 507 с.

Поддубная-Арнольди В. А., Дианова В. Характер размножения некоторых каучуконосных и некаучуконосных видов *Taraxacum* // Бот. журн. 1937. Т. 22. № 3. С. 267—285.

Ригер А., Михаэлис А. Генетический и цитогенетический словарь. М., 1962. 607 с.

Савина Г. И., Поддубная-Арнольди В. А. Семейство *Orchidaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Однодольные (*Butomaceae* — *Lemnaceae*). Л., 1991. С. 72—179.

Сеилова Л. Б., Коновалов А. А., Балков И. Я. Пути формирования апомиктичного потомства у сахарной свеклы с факультативным апомиксисом // Цитология и генетика. 1994. Т. 28. № 4. С. 44—47.

Селиванов А. С. Многозародышевость семян и селекция. Саратов, 1983. Ч. 1. 81 с.

Ситников А. П. К эмбриологии видов рода *Atraphaxis* L. // Проблемы гаметогенеза, оплодотворения и эмбриогенеза: Материалы VIII Всесоюз. совещ. по эмбриологии растений (Ташкент, 12—13 окт. 1982 г.). Ташкент, 1982. С. 121—122.

Смирнов А. Г. Некоторые результаты изучения эмбриологии *Piperomia langsdorfii* // Там же. 1982. С. 124—125.

Смирнов А. Г., Граханцева Л. Ш. Некоторые особенности эмбриологии *Fritillaria meleagroides* (*Liliaceae*) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 4. С. 491—499.

Соколов И. Д. Цитологическое исследование культурных видов лука (*Allium cepa* L., *A. porrum* L., *A. fistulosum* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1968. 16 с.

Солнцева М. П. Строение зародышевого мешка у *Fragaria grandiflora* и явление полиэмбрионии // Докл. АН СССР. 1957а. Т. 116. № 5. С. 886—889.

Солнцева М. П. Характеристика межсортовых гибридов садовой земляники, процесс оплодотворения и особенности ее генеративных органов: Дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1957. 252 с.

Солнцева М. П. Основы эмбриологической классификации апомиксиса покрытосеменных // Апомиксис и селекция. М., 1970. С. 87—110.

Солнцева М. П. Семигамия и оплодотворение у *Rudbeckia laciniata* L.// Бот. журн. 1973. Т. 58. № 9. С. 126—127.

Солнцева М. П. Семейство *Asteraceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Davidiaceae* — *Asteraceae*. Л., 1987. С. 318—331.

Солнцева М. П., Ворсобина Л. И. Семигамия у *Zephyranthes carinata* Herb. // Докл. АН СССР. 1972. Т. 206. № 4. С. 1006—1009.

Солнцева М. П., Дгебуадзе Н. В. К эмбриологии пекана *Carya illinoinensis* (Wangenheim) K. Koch. (*Juglandaceae*) // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 2. С. 254—268.

Солнцева М. П., Левковский В. П., Кишечникова Т. И. К эмбриологии мятликов (*Poa* L.) острова Врангеля // Докл. АН СССР. 1977. Т. 237. № 1. С. 238—241.

Стожарова И. А. Аномалии в развитии женских генеративных структур у *Allium nutans* L. // Проблемы гаметогенеза, оплодотворения и эмбриогенеза: Материалы VIII Всесоюз. совещ. по эмбриологии растений. Ташкент, 1982. С. 123—124.

Тучина Н. Г. Развитие мужских и женских эмбриональных структур у *Sambucus coreana* (Nakai) Kom. et Alis. и *Sambucus racemosa* L. // Деп. Тр. конф. молодых ученых БИН АН СССР (Ленинград, апр. 1984 г.). Л., 1985. С. 96—109.

Хведынич О. А. Фунциональный стан ядер жiночого гаметофиту *Lilium regale* Wils. // Укр. бот. журн. 1988. Т. 45. № 4. С. 50—54.

Хведынич О. А., Кравец Е. А. Оплодотворение синергид у видов рода *Lilium* (*Liliaceae*) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 2. С. 76—80.

Хохлов С. С. Бесполосеменные растения // Уч. зап. Саратов. гос. ун-та. 1946. Т. 16. Вып. 1. С. 3—75.

Хохлов С. С., Гришина Е. В., Зайцева М. И. и др. Гаплоидия у покрытосеменных растений. Саратов, 1970. Ч. 1. 137 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Шамров И. И. Развитие семязачатка и семени у *Paeonia lactiflora* (*Paeoniaceae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 6. С. 24—46.

Яковлев М. С. Основные типы полиэмбрионии высших растений // Тр. БИН АН СССР. 1957. Вып. 4. С. 201—210.

Яковлев М. С. Гаметогенез, зародышевый мешок и пыльцевое зерно. К проблеме происхождения *Angiospermae* // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 12. С. 1721—1727.

Яковлев М. С., Иоффе М. Д. Дальнейшее изучение нового типа эмбриогенеза покрытосеменных // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 10. С. 1402—1421.

Яковлев М. С., Солнцева М. П. Некоторые вопросы морфологии цветка и эмбриологии ковылей // Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных. Л., 1965. С. 61—73.

Asker S. Progress in apomixis research // Hereditas. 1979. Bd 91. H. 2. S. 231—240.

Asker S., Jerling L. Apomixis in higher plants. Washington; New York; etc., 1994. 666 p.

Battaglia E. Ricerche cariologiche ed embriologiche sul genere *Rudbeckia* (*Asteraceae*). VII: Apomissia in *Rudbeckia laciniata* L. ed amfimissia nella sua varieta a fiori doppi // N. Giorn. bot. Ital., n. s. 1946. Vol. 53. N 3—4. P. 437—482.

Battaglia E. Ricerche cariologiche ed embriologiche sul genere *Rudbeckia* (*Asteraceae*). IX: Le anomalie del gametofito femminile cellularizzato di *Rudbeckia laciniata* L. // N. Giorn. bot. Ital. 1947a. Vol. 54. N 3-4. P. 377—405.

Battaglia E. Ricerche caryologiche ed embryologiche sul genere *Rudbeckia* (*Asteraceae*). X: Le anomalie della meiosi durante la microsporogenesi di *Rudbeckia laciniata* L. con particolare riguartdo alla formazione del pucleo di restituzione // Там же. 1947b. P. 406—431.

Battaglia E. Unusual cytological features in the apomixis of *Rudbeckia sullivantii* // Caryologia. 1955. N 8. P. 1—32.

Battaglia E. Apomixis // Recent advances in the embryology of angiosperms. Delhi, 1963. P. 221—264.

Battaglia E. Embryological questions. 16. Unreduced embryological sacs and related problems in angiosperms (apomixis, cyclosis, cellularization...) // Atti della Societa Toscana di Scienze naturali. Memorie. 1991. Ser. B. Vol. 98. P. 1—134.

Cooper D. C. Haploid-diploid twin embryo in *Lilium* and *Nicotiana* // Amer. J. Bot. 1943. Vol. 30. N 6. P. 408—413.

Czapik R. Theoretical aspects of apogamety in angiosperms // Bull. Polish Acad. Sci. Biol. Sciences. 1997. Vol. 4-5. N 2-4. P. 57—64.

Davis G. Systematic embryology of angiosperms. New York, 1966. 528 p.

De Bary A. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig, 1877.

De Bary A. Uber Apogamie Vergleichende Farme und die Erscheinung der Apogamie in Allgemeinen // Bot. Ztg. 1878. Bd 36. S. 449—478.

Edman G. Apomeiosis and apomixis bei *Atraphaxis frutescens* C. Koch // Acta Hort. Berg. 1931. Bd 11. S. 13—66.

Embryology of angiosperms / Ed. by B. M. Johri. Berlin etc., 1984. 600 p.

Ernst A. Bastardirung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena, 1918. 665 S.

Fagerling F. Die Terminologia der Apomixis-processe // Hereditas. 1940. Bd 26. S. 188—204.

Fagerlind F. Die Samenbildung und die Zytologie bei angiospermischen und sexuellen Arten von *Elatostema* und einigen nahestehenden Gattungen nebst Beleuchtung einiger damit zusammenhangender Probleme // Kl. Sven. Vet. Akad. Handl. III. 1944. Bd 21. N 4. S. 1—130.

Farguharson L. I. Apomixis and polyembryony in *Tripsacum dactyloides* // Amer. J. Bot. 1955. Vol. 46. N 8. P. 737—743.

Gerassimova H. N. Fertilization in *Grepis capillaris* // La Cellule. 1933. Vol. 42. N 1. P. 103—114.

Gildenhuys P. J., Brix K. Apomixis in *Pennisetum dibium* // S. Afr. J. Agric. Sci. 1959. Vol. 2. P. 231—245.

Gopinath D. M. Cases of antipodal polyembryony in *Alangium lamarckii* Thw. // Current Sci. 1943. N 12. P. 129—330.

Guignard L. Novelles recherche sur la double fécondation chez les végétaux *Angiospermes* // C. r. Acad. sci. 1900. T. 131. P. 53—160.

Guignard J. L., Mestre J. Ch. Sur le développément d'embryons á partir des antipodes chez l'*Ulmus campestris* L. // Bull. Soc. Bot. France. 1966. T. 113. N 5-6. P. 226.

Gustafsson A. Apomixis in higher plants // Lund Univ. Arskr. 1946. Bd 42. N 3; 1947. Bd 43, N 2. 370 p.

Guttenberg H., Heydel H. R., Pankov H. Embryologische Studien an Monokotyledonen. II: Die Entwicklung der Embryos von *Allium giganteum* Rgl. // Flora. 1954. Bd 41. H 3. S. 476—500.

Haake W. Die Trager der Vererbung // Biol. Centralblatt. 1893a. Bd 13. S. 129—160.

Haake W. Gestaltung und Vererbung. Eine Entwicklungsmechanik der Organismen. Leipzig, 1893b. 337 S.

Haberlandt G. Die Vorstufen und Ursachen der Adventivembryonie // Sitzungsber. Preuss. Acad. Wiss. 1922. Bd 25. S. 386—406.

Haccius B., Hausner G. Früembryogenese und Polyembryonie in Gattung *Tulipa* L. // Beitr. Biol. Pflanzen. 1972. Bd 48. S. 207—228.

Hagelmaier F. Zur Kenntnis der Polyembryonie von *Allium odorum* // Bot. Ztg. 1897. Bd 55. S. 133—140.

Hagberg G., Hagberg A. Haploidy initiator gene in barley // Proc. X Intern. Barley Gen. Sympos. Edinburg, 1981. P. 686—689.

Hair J. Subsexual reproduction in *Agropyron* // Heredity. 1956. Vol. 10. Pt 2. P. 129—160.

Håkansson A. H. Die Entwicklung des Embryosacks und die Befrüchtung bei *Poa alpina* // Hereditas. 1943. Bd 28. S. 25—61.

Hegelmaier F. Zur Kenntnis der Polyembryonie von *Allium odorum* L. // Bot. Ztbl. 1897. Bd 55. S. 133—140.

Izmailow R. Cytoembryological studies on *Alchemilla* L. (series *Calycinae* Busor.). II. Apomictic process in ovules // Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 1986. Vol. 38. P. 39—63.

Johansen D. A. Plant embryology // Chron. Bot. 1950. Vol. 24. P. 1—305.

Johri B. M. Studies in the familiy *Alismataceae*. IV. *Alisma plantago* L., *A. plantago-aquatica* L. and *Sagittaria graminea* Michx. // Proc. Ind. Acad. Sci., Sect. B. 1936. Vol. 4. P. 128—133.

Johri B. M., Ambegaokar K. B. Embryology: then and now // Embryology of angiosperms. Berlin etc., 1984. P. 1—52.

Kiellander C. On the embryological basis of apomixis in *Poa palustris* L. // Sven. Bot. Tidskr. 1937. Bd 31. H 4. S. 425—429.

Koscinska M. Embryo and endosperm in *Rudbeckia bicolor* Nutt. // Acta biol. Crac. Ser. bot. 1980. Vol. 22. N 1. P. 71—79.

Lakshmanan K. K., Ambegaokar K. B. Polyembryony // Embryology of angiosperms. New Delhi, 1984. P. 445—474.

Lebêque A. Recherches sur la polyembryonie chez les Rosacéaes (g. *Fragaria* et *Alchemilla*) // Bull. Soc. bot. France. 1952a. T. 99. N 7-9. P. 273—275.

Lebêque A. La polyembryonie ches Angiosperms // Bull. Soc. Bot. Fr. 1952b. T. 99. N 10. P. 329—367.

Maheshwary P. Introduction to the embryology of Angiosperms. New York etc., 1950. 453 p.

Maheshwary P. Polyembryony in angiosperms // Paleobotanist. 1952. Vol. 1. P. 319—329.

Maheshwary P., Srinivasan A. J. R. A contribution to the embryology of *Rudbeckia bicolor* Nutt. // New Phyt. 1944. Vol. 43. P. 135—142.

Modilewski J. Zur Kenntniss der Polyembryonie von *Allium odorum* L. // Изв. Киев. бот. сада. 1925. Вып. 2. С. 9—19.

Mu X., Shi G., Zhu Z. et al. Polyembryony in rice Appl11 (Shuang 13) // Apomixis Newsletter. 1998. N 10. C. 20.

Murbeck S. V. Uber Anomalien in Baue des Nucellus und des Embryosackes bei parthenogenetischen Arten der Gattung *Alchemilla* // Lund. Univ. Arsskr. 1902. Vol. 38. N 2. S. 1—11.

Narajanaswamy S. The structure and development of the caryopsis in some Indian millets. IV. *Echinochloa frumentacea* Link // Phytomorphology. 1955. Vol. 5. N 2-3. P. 161—171.

Nogler G. Gametophytic apomixis // Embryology of angiosperms. Berlin etc., 1984. P. 457—518.

Overton E. Beitràge zur Kenntniss der Entwicklung und Vereinigung der Geschlechtsprodukte bei *Lilium martagon*. Zürich, 1891. 891 S.

Pajak M. Antipodal egg and apogamety in *Rudbeckia* L. // Apomixis Newsletter. 1998. N 10. C. 18.

Pullaiach T. Embryology of *Adenostema*, *Elephantopus* and *Vernonia* (*Compositae*) // Bot notiser. 1979. Vol. 132. N 1. P. 51—56.

Rao Sindhe A. N., Swamy B. G. L., Arekal G. D. Synergid embryo in *Pennisetum squamulatum* // Curr. Sci. 1980. Vol. 49. P. 914—915.

Renner O. Zur Terminologie des pflanzlichen Generationswechsels // Biol. Zbl. 1916. Bd 36. S. 337—374.

Riger A., Michaelis A. Genetisches und cytogenetisches Wörterbuch, 2 Aufl. Berlin, 1958. 258 S.

Rosen W. The embryo sac of *Rudbeckia* // Acta Hort. Gotoburg. 1944. Vol. 45. P. 267—273.

Rutishauser A. Entwicklungserregung des Endosperms bei pseudogamen *Ranunculus*-Arten // Mitt. Naturforsch. Ges. Schaffhausen. 1954. Bd 25. S. 1—45.

Schwere S. Zur Entwicklungsgeschichte der Frücht von *Taraxacum officinale* Web. Ein Beiträg zur Embryologie der Compositen // Flora. 1896. Bd 82. S. 32—66.

Solntseva M. P., Dunaeva C. E., Kovaleva O. N. Cytoembryology of postgamic incompatibility in obtaining haploids of barley with use of *Hordeum bulbosum* L. // IV Nat. conf. Cytogenet. Vratza (Bulgaria), 1989. P. 159—161.

Soueges R. Polyembryonie ches le *Plantago lanceolata* L. // Bull. Soc. Bot. France. Ser. 5. 1926. T. 73. N 9-10. P. 955—957.

Stebbins G. L. Apomixis in the angiosperms // Bot. Rev. 1941. Vol. 7. P. 507—542.

Strasburger E. Über Befrüchtung und Zelltheilung // Jeanische Ztschr. Naturwiss. 1877. Bd 11. S. 435—536.

Swamy B. G. L. On the post-fertilization development of *Trillium undulatum* // La Cellule. 1948. T. 522. F. 1. P. 7—14.

Tokč E. Badania embryologiczne *Sambucus racemosa* L. // Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 1980. Vol. 22. N 2. P. 173—188.

Tretjäkow S. Die Beteilung der Antipoden in Fallen der Polyembryonie bei *Allium odorum* // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1895. Bd 13. S. 13—17.

Webber J. M. Polyembryony // Bot. Rev. 1940. Vol. 6. N 11. P. 575—598.

Weismann A. Amphimixis oder Vermischung der Individuen. Jena, 1891.

Winkler H. Fortpflanzung der Gewächse. 7: Apomixis // Handwörterbuch d Naturwiss. Dittler, Tocs. Korschalt. Aufl. 2. Jena, 1934. Bd 4. S. 451—461.

Winkler H. Über Parthenogenesis und Apogamie in Pflanzenreiche // Progr. Rei. Bot. 1908. Bd 2. S. 293—454.

Wojciechowicz M., Strzellcka K. Antipodal embryos formation in *Allium odorum* // VIII Conf. of Plant embryologists (16—18 September 1997). Gransk, 1997. P. 93.

Центр «Биоэкологический контроль»
Санкт-Петербург

Получено 27 V 1998

SUMMARY

The concept of the apogamety and the history of its affirmation are discussed. Apogamety is a special kind of apogamy in which an embryo develops from either synergid (synergid apogamety) or antipodal (antipodal apogamety). According to the published information, apogamety is found in 242 species from 79 families of flowering plants. Of them 157 species and 58 families belong to the dicotyledons and 85 species and 21 families belong to monocotyledons. Synergid apogamety is encountered in 223 species from 75 families of flowering plants including 140 species from 56 families of dicotyledons and 83 species from 19 families of monocotyledons. Antipodal apogamety is much less frequent, it is described in 28 species from 14 families, of which in 14 species and 9 families embryos develop from haploid antipodals, and in 14 species and 5 families they originate from diploid antipodals. Apogamety may also be divided in eugamic apogamety, the development of an embryo from a synergid or antipodals after fertilization, and apogamic apogamety, the development of an embryo from these cells without fertilization. The original author's data are presented on the apogamety in 8 species from different families.

УДК 582.736

© **О. В. Анулов, В. Д. Щербухин, Н. М. Местечкина, Н. И. Смирнова**

РОЛЬ ГАЛАКТОМАННАНОВ В ХЕМОСИСТЕМАТИКЕ СЕМЕЙСТВА *FABACEAE*

O. V. ANULOV, V. D. SHCHERBUKHIN, N. M. MESTECHKINA, N. I. SMIRNOVA. —
ROLE OF THE GALACTOMANNANS IN CHEMOTAXONOMY OF THE FAMILY *FABACEAE*

Рассмотрено значение полисахаридов-галактоманнанов семян *Fabaceae* для хемосистематики семейства. На основании литературных данных и собственных исследований обсуждаются три аспекта темы — распространение галактоманнанов среди таксонов бобовых, различное содержание их в семенах и вариации в величине соотношения мономеров галактоманнанов маннозы и галактозы.

Ключевые слова: полисахариды, семена, галактоманнаны, *Fabaceae*.

Галактоманнаны — резервные полисахариды семян растений, состоящие из 2 моносахаридов: D-маннозы и D-галактозы. Они представляют собой разветвленные полимеры, главная цепь которых построена из маннозы, а боковые цепи — из галактозы. Локализованные в клетках эндосперма галактоманнаны составляют от 0.5 до 40 % от массы семян. Содержание этих полисахаридов зависит от вклада эндосперма в общий вес зрелого семени (Reid, Bewley, 1979).

Галактоманнаны обнаружены в семенах видов растений, относящихся к 8 семействам: *Annonaceae*, *Asteraceae*, *Convolvulaceae*, *Ebenaceae*, *Fabaceae*, *Lagonaiceae*, *Palmae*, *Tiliaceae* (Dey, 1978; Singh et al., 1995). Наибольшее число исследованных видов растений, семена которых содержат галактоманнаны, относится к сем. *Fabaceae*; они же занимают доминирующее положение по распространению и содержанию этих полисахаридов в семенах среди представителей вышеперечисленных семейств.

Начало изучения галактоманнанов относится к концу XIX—началу XX в. (Anderson, 1949). Интенсивные исследования свойств этих полисахаридов и поиск новых растительных источников начались в 1940—1960-х гг., когда были найдены пути широкого практического применения галактоманнанов в пищевой, фармацевтической и других отраслях промышленности (Dea, Morrison, 1975; Щербухин, 1993). По мере накопления фактического материала по изучению этих фитополисахаридов появилась возможность использовать их важнейшие характеристики как химические признаки в систематике растений, в частности семейства бобовых. Первые работы по хемосистематике бобовых на основании изучения галактоманнанов появились в начале 1970-х гг. (Reid, Meier, 1970b; Bailey, 1971; Kooiman, 1972). Была отмечена целесообразность использования галактоманнанов в хемосистематике бобовых, во-первых, как достаточно специфичного и почти универсального маркера представителей семейства, во-вторых, благодаря переменной характеристике состава (в определенных пределах) внутри группы этих полисахаридов, а также в связи с различным содержанием в семенах (Bailey, 1971). В последующих работах было предложено использовать основные характеристики галактоманнанов в качестве маркеров подсемейств *Fabaceae*, также было высказано предположение о значении этих полисахаридов для понимания филогении бобовых (Edwards et al., 1989; Buckeridge et al., 1995).

В настоящей статье в качестве химических признаков систематики бобовых рассматриваются следующие параметры этой группы полисахаридов: 1) распространение среди представителей семейства, т. е. наличие или отсутствие галактоманнанов в семенах различных видов бобовых; 2) содержание этих полисахаридов в семенах (количественная оценка); 3) основная характеристика самих галактоманнанов, а именно соотношение моносахаридов маннозы и галактозы (МАН : ГАЛ), образующих макромолекулу полисахаридов.

Распространение галактоманнанов среди представителей сем. *Fabaceae*

Галактоманнаны, как правило, распространены среди тех видов бобовых, семена которых содержат развитый в той или иной степени эндосперм. Хотя следует отметить, что, согласно A. A. Mohamed и P. Rayas-Duarte (1995), эти полисахариды (в минорных количествах) обнаружены в семядолях *Lupinus albus* L. В настоящее время галактоманнаны найдены в семенах более чем 120 видов бобовых (Dey, 1978; Farooqi et al., 1985; Buckeridge et al., 1995). Согласно нашим теоретическим расчетам, основанным на допущении, что все виды бобовых, зрелые семена которых имеют эндосперм или его следы, содержат галактоманнаны, эти полисахариды могут быть обнаружены среди 50—60 % видов семейства.

Галактоманнаны найдены у представителей всех 3 подсемейств, что свидетельствует в пользу того мнения, что бобовые — единое семейство (здесь и далее систематика сем. *Fabaceae* дана по Г. П. Яковлеву (1991)).

Среди цезальпиниевых галактоманнаны обнаружены у отдельных видов 3 триб подсемейства (*Caesalpinieae*, *Cassieae*, *Cercideae*). Наиболее хорошо исследованы (по числу видов) роды *Bauhinia*, *Caesalpinia*, *Cassia* и *Gleditsia*. В целом подсемейство изучено недостаточно.

У мимозовых галактоманнаны найдены в семенах представителей родов *Adenanthera*, *Dichrostachys*, *Dimorphandra*, *Leucaena*, *Mimosa*, *Prosopis*; в семенах *Acacia* и *Inga* галактоманнаны не обнаружены (Buckeridge et al., 1995).

Подсемейство мотыльковых исследовано наиболее полно. Галактоманнаны найдены у представителей 34 родов, относящихся к 15 трибам этого подсемейства (см. таблицу). Наибольшее число таксонов, в семенах которых обнаружены эти полисахариды, относится к трибам *Galegeae*, *Indigofereae*, *Trifolieae*.

Распространение галактоманнанов среди таксонов одной трибы часто неоднородно. Так, в трибе *Genisteae* представители родов *Chamaecytisus*, *Genista*, *Retama* и *Lupinus* содержат в семенах галактоманнаны, а среди видов *Spartium* эти полисахариды пока не найдены.

Сопоставляя данные по распространению этих полисахаридов внутри таксонов семейства, можно предположить, что нахождение галактоманнанов в семенах отдельных видов конкретного рода a priori свидетельствует о содержании галактоманнанов в семенах всех представителей этого рода при условии ясного определения границ таксонов данного рода.

К сожалению, в связи с обширностью (приблизительно 18000 видов) семейства бобовых число исследованных видов не позволяет дать полной картины предпочтения в распространении галактоманнанов среди таксонов семейства. Но предварительно можно отметить, что эти фитополисахариды более распространены среди цезальпиниевых и мотыльковых и менее — среди мимозовых.

Содержание галактоманнанов в семенах бобовых

Галактоманнаны могут быть основными резервными углеводами семян либо присутствовать в качестве минорных компонентов наряду с другими резервными полисахаридами (ксилоглюканы, глюканы, галактаны). Так, в семенах некоторых видов *Caesalpinia* и *Cassia* галактоманнаны составляют до 80 % всех водорастворимых полисахаридов, в то же время в семенах *Alhagi persarum* L. содержание галактоманнанов составляет 7.8 % от суммы водорастворимых полисахаридов (McCleary et al., 1976; Местечкина и др., 1993).

Содержание и соотношение МАН : ГАЛ галактоманнанов семян
некоторых видов сем. *Fabaceae*

Таксон	Содержание, %	Соотношение МАН : ГАЛ	Источник
Подсем. 1. *Caesalpinioideae*			
Триба 1. *Caesalpinieae*			
Gymnocladus dioicus C. Koch	15	2.71	Anderson, 1949
Gleditsia amorphoides Taub.	28—30	2.5	Dea, Morrison, 1975
G. caspia Desf.	20	2.85	Смирнова, Щербухин, 1988
G. triacanthos L.	11.4	2.30	Щербухин и др., 1997
Delonix regia (Boj.) Raf.	20	4.28	Anderson, 1949
Caesalpinia spinosa Kuntz	24	2.69	Anderson, 1949
Parkinsonia aculeata L.	28.1	2.70	Tookey et al., 1962
Cercidium torreyanum Sarg.	14	—	Anderson, 1949
Триба 2. *Cassieae*			
Cassia fistula L.	27	3.0	Dea, Morrison, 1975
C. leptocarpa Benth.	23	3.05	Anderson, 1949
C. marylandica L.	19.3	3.76	Tookey et al., 1962
C. siamea Lamk.	24.7	2.55	Farooqi et al., 1985
C. spectabilis DC.	22	2.04	Gupta et al., 1995
Триба 3. *Cercideae*			
Cercis siliquastrum L.	10	5.5	McCleary et al., 1976
Подсем. 2. *Mimosoideae*			
Триба 1. *Mimoseae*			
Lagonichium farctum (Banks et Soland.) Bobr.	14.2	1.97	Смирнова и др., 1987
Mimosa scabrella Benth.	23	1.1	Bresolin et al., 1996
Leucaena glauca (Willd.) Benth.	25	1.33	Dey, 1978
Dichrostachys cineraria Benth.	29.6	1.5	Farooqi et al., 1985
Desmanthus illinoensis Mac. Mill	—	2.69	Anderson, 1949
Подсем. 3. *Faboideae*			
Триба 10. *Sophoreae*			
Sophora japonica L.	20	5.19	Kooiman, 1971
Триба 14. *Thermopsideae*			
Baptisia australis (L.) R. Br.	3.4	1.31	Анулов, Щербухин, 1996
Триба 15. *Genisteae*			
Lupinus albus L.	Следы	—	Mohamed, Rayas-Duarte, 1995
Chamaecyticus ruthenicus (Fish. ex Woloszcz.) Klaskova	1.8	1.27	Анулов, Щербухин, 1996
Genista tanaitica P. Smirn.	2.1	1.86	Анулов, Щербухин, 1996
Триба 20. *Crotalarieae*			
Crotalaria incana L.	17.5	2.70	Tookey et al., 1962
C. intermedia Kotschy	23.5	2.29	Anderson, 1949
C. lanceolata E. Mey	18.5	2.57	Tookey et al., 1962
C. retusa L.	18	2.85	Tookey et al., 1962

Таксон	Содержание, %	Соотношение МАН : ГАЛ	Источник
Триба 24. *Robinieae*			
Sesbania grandiflora (Poir)	14	1.5	Farooqi et al., 1985
Триба 29. *Indigofereae*			
Indigofera tinctoria Linn	22	1.86	Смирнова, Щербухин, 1989
Cyamopsis tetragonoloba (L.) Taub.	35	1.54	Anderson, 1949
Триба 30. *Desmodieae*			
Desmodium pulchellum L.	1	2.0	Dea, Morrison, 1975
Триба 30. *Phaseoleae*			
Glycine max (L.) Merr	2	1.5	Степаненко, 1961
Триба 32. *Galegeae*			
Colutea arborescens L.	5.4	1.39	Анулов, Щербухин, 1996
C. orientalis Mill.	5.6	1.42	Анулов, Щербухин, 1996
Astragalus cicer L.	15.8	1.33	Tookey et al., 1962
A. glycyphyllos L.	16	1.22	Tookey et al., 1962
A. falcatus Lam.	5.5	1.27	Анулов и др., 1995
A. nuttallianus DC.	20.5	1.38	Tookey et al., 1962
A. sinicus L.	19	1.63	Tookey et al., 1962
A. tenellus Bunge	19.2	1.38	Tookey et al., 1962
Galega orientalis Lam.	11.0	1.07	Местечкина, Щербухин, 1990б
Glycyrrhiza glabra L.	5.1	1.68	Местечкина и др., 1991
Alhagi persarum L.	2.2	1.5	Местечкина и др., 1993
Триба 34. *Loteae*			
Anthyllis macrocephala Wend.	0.9	1.23	Анулов, Щербухин, 1996
Lotus corniculatus L.	1.8	1.25	Dea, Morrison, 1975
Триба 36. *Vicieae*			
Vicia faba L.	0.2	2.25	Brillouet, Carre, 1983
Триба 38. *Trifolieae*			
Trifolium hybridum L.	3.6	1.17	Местечкина и др., 1996
T. pratense L.	3.5	1.28	Andrews et al., 1952
Medicago falcata L.	6.7	1.13	Местечкина, Щербухин, 1990а
M. lupulina L.	4.2	1.13	Tookey et al., 1962
M. orbicularis (L.) Bartal	18.6	1.56	Tookey et al., 1962
Trigonella cretica L.	—	1.56—1.67	Reid, Meier, 1970b
T. foenum-graecum L.	—	1.2	Andrews et al., 1952
T. hamosa L.	—	1.17	Reid, Meier, 1970b
Melilotus albus Medik.	—	1.13	Reid, Meier, 1970b

Примечание. «—» — не определяли.

В целом содержание галактоманнанов в семенах бобовых варьирует в широких пределах — от 0.5 до 40 % от массы воздушно-сухих семян (Dey, 1978). Опубликованные данные по содержанию полисахаридов в семенах представителей семейства в большой степени зависят от условий выделения и степени очистки полисахарида, но все же здесь можно выявить некоторые закономерности. Содержание галактоманнанов выше у тех видов бобовых, семена которых содержат обильный эндосперм (20—50 % от массы семени). Согласно некоторым авторам, чем больше вклад эндосперма в вес семени, тем больше выход галактоманнанов (Reid, Bewley, 1979). С другой стороны, в исследованных нами семенах *Indigofera tinctoria* Linn. эндосперм составляет 49 % от веса семени при содержании галактоманнанов в семенах, равном 15.4 %, тогда как у *Gleditsia triacanthos* L. при содержании галактоманнанов, равном 25 %, доля эндосперма составляет 38 % (Смирнова, Щербухин, 1989; Щербухин и др., 1997). Это, очевидно, демонстрирует различную степень отложения этих полисахаридов в стенках клеток эндосперма, причем более высокое содержание галактоманнанов в эндосперме, как правило, характерно для цезальпиниевых.

Содержание галактоманнанов также зависит от степени зрелости семян (Щербухин и др., 1997) и в меньшей степени от продолжительности периода покоя семян.

Таким образом, содержание галактоманнанов в семенах бобовых складывается из следующих факторов: вклада эндосперма в общий вес семени, степени отложения галактоманнанов в клеточных стенках эндосперма, физиологического состояния семян и доли участия галактоманнанов в составе фракции водорастворимых полисахаридов эндосперма и семян в целом.

В опубликованных работах наивысшие значения по содержанию галактоманнанов в семенах сообщаются для разных видов цезальпиниевых (15—40 %) и представителей 3 триб мотыльковых: *Crotalarieae*, *Indigofereae*, *Sophoreae* (15—38 %) (Dea, Morrison, 1975). Семена видов трибы *Galegeae* характеризуются средними показателями по содержанию галактоманнанов (см. таблицу). Содержание этих полисахаридов в семенах некоторых представителей триб *Vicieae* и *Phaseoleae* составляет около 0.2—2 % от веса семян (Dea, Morrison, 1975). Примерно одинаковое содержание галактоманнанов наблюдается у изученных видов родов *Gleditsia* (18—27 %), *Colutea* (5.3—5.6 %) и *Crotalaria* (17.5—23.5 %) (Andrews et al., 1952; Dea, Morrison, 1975; Анулов, Щербухин, 1996). Резкие колебания по выходу этих полисахаридов сообщены для разных видов *Trifolium* (1.6—19.9 %) и *Medicago* (4.2—14.5 %) (Tookey et al., 1962; Местечкина, Щербухин, 1990a).

Исходя из вышеизложенного, можно отметить, что содержание галактоманнанов выше в семенах цезальпиниевых и мимозовых; мотыльковые обладают всем спектром значений содержания данных полисахаридов, что, согласно M. Buckeridge и соавт. (1995), можно объяснить широкой экологической радиацией видов данного подсемейства.

Несмотря на определенную зависимость данных по содержанию галактоманнанов в семенах и эндосперме от методов выделения и очистки, этот признак является перспективным не только для хемосистематики семейства, но и для решения некоторых вопросов химической экологии и филогении бобовых, основанных на исследовании запасающих полисахаридов семян представителей этого семейства.

Соотношение МАН : ГАЛ у галактоманнанов семян бобовых

Все галактоманнаны состоят, как мы указывали, из 2 моносахаридов. Однако разные галактоманнаны могут отличаться количественным соотношением (степенью замещения) одного сахара к другому. Величина этого соотношения (манноза : галактоза) варьирует в интервале от 1.0 до 5.25 (Щербухин, 1991). Соотнесение величин МАН : ГАЛ в этом интервале с таксонами бобовых позволяет выявить определенные корреляции, которые и могут служить целям хемосистематики.

Соотношение МАН : ГАЛ определяет физико-химические свойства галактоманнанов, обеспечивающие физиологическую роль этих полисахаридов как аттрактантов воды при набухании семян, что в свою очередь позволяет защищать зародыш прорастающего семени от пересыхания при неблагоприятных условиях дефицита влажности почвы в аридных и семиаридных областях (Reid, Bewley, 1979; Buckeridge, Reid, 1996).

Величина соотношения МАН : ГАЛ галактоманнанов, выделенных из семян растений одного вида, неизменна и, как правило, не зависит от условий произрастания; она не меняется также при интродуцировании данного вида в иные климатические зоны (Щербухин и др., 1997). Изучение метаболизма галактоманнанов при прорастании и созревании семян некоторых видов бобовых показало лишь незначительные изменения в значениях соотношения МАН : ГАЛ (Reid, Meier, 1970a; Reid, 1971; Bewley, Black, 1985; Reid et al., 1992). Существующие небольшие различия величин соотношения МАН : ГАЛ, полученные на основании изучения одних и тех же видов бобовых, обусловлены скорее различными физико-химическими методами определения соотношения мономеров в галактоманнане и разными условиями выделения этих полисахаридов, чем иными причинами.

Наиболее высокие значения соотношения МАН : ГАЛ отмечены у цезальпиниевых и находятся в пределах от 2.7 до 4.5 (Dey, 1978). Величины соотношения мономеров галактоманнанов семян представителей рода *Cassia* находятся в одном диапазоне, за исключением *Cassia marylandica* L. (см. таблицу). Соотношение МАН : ГАЛ галактоманнанов представителей *Gleditsia* и *Caesalpinia* также лежит в достаточно узких пределах (см. таблицу).

Сведений по мимозовым недостаточно, причем значения соотношения мономеров различны для галактоманнанов представителей трибы *Mimoseae* (см. таблицу).

Наиболее изученное в отношении галактоманнанов подсемейство мотыльковых представляет весь спектр значений соотношения маннозы и галактозы: от 1.0 до 5.25 (см. таблицу).

Наибольшие величины соотношения мономеров галактоманнанов характерны для изучения видов триб *Crotalarieae*, *Indigofereae*, *Robinieae*, *Sophoreae* и представителей родов *Genista* и *Glycine* (см. таблицу). Значения соотношения МАН : ГАЛ варьируют в достаточно широких пределах от 1.5 до 3.5 для 8 видов *Crotalaria*, причем для 6 видов характерно примерно одинаковое соотношение (3.0—3.5) (Dea, Morrison, 1975).

Трибы *Vicieae* и *Phaseoleae* отличаются высокими значениями соотношения МАН : ГАЛ для некоторых видов при очень низком содержании галактоманнанов в семенах (Степаненко, 1961; Brillouet, Carre, 1983).

Галактоманнаны семян представителей триб *Trifolieae* и *Loteae* имеют соотношение мономеров, близкое к единице (см. таблицу).

Представители видов *Trifolieae* содержат галактоманнаны с почти одинаковыми значениями соотношения МАН : ГАЛ (1.0—1.28) независимо от принадлежности к разным родам трибы. Исключение представляет вид *Trigonella cretica* L., галактоманнан которого имеет соотношение моносахаридов 1.56—1.67 (Reid, Meier, 1970b).

В трибе *Galegeae* более низкие величины соотношения МАН : ГАЛ обнаружены у видов родов *Galega* и *Astragalus* (см. таблицу), тогда как для представителей *Glycyrrhiza* оно составляет 1.68 (Местечкина и др., 1991).

J. Reid и соавт. (1992) впервые обратили внимание на то, что высокие значения соотношения мономеров характерны для архаичных *Caesalpinioideae*, а более низкие (ближе к 1) — для продвинутых *Faboideae*. С другой стороны, можно заметить, что высокие значения соотношения МАН : ГАЛ (более 1.5) присутствуют в разных линиях бобовых: у примитивных цезальпиниевых и мотыльковых (*Sophoreae*) и более продвинутых мотыльковых (*Desmodieae*, *Vicieae*, *Phaseoleae*), а более низкие величины соотношения мономеров галактоманнана, не обнаруженные у представителей архаичных таксонов, характерны для *Trifolieae*, *Loteae* и некоторых *Galegeae*. Причем для представителей рода *Glycyrrhiza* (*Galegeae*), характеризующихся набором примитивных признаков (пульвинатные листья), характерно соотношение МАН : ГАЛ больше 1.5 (см. выше). Следует также отметить, что представители

Desmodieae, *Viceae*, *Phaseoleae* содержат галактоманнаны в качестве минорных компонентов фракции водорастворимых полисахаридов семян при соотношении МАН : ГАЛ, как правило, больше 1.5 (см. таблицу), тогда как виды, относящиеся к подсемейству цезальпиниевых и примитивным трибам подсемейства мотыльковых (произрастающих в аридных областях), при тех же значениях соотношения мономеров (больше 1.5) сохранили высокое содержание галактоманнанов в семенах, что, вероятно, связано с их физиологической функцией в качестве аттрактантов воды при набухании семени.

В связи с этим можно предположить, что предковые формы бобовых (*Paleofabales*) содержали, по-видимому, в семенах (в заметных количествах) в качестве основного резервного полисахарида галактоманнаны, соотношение мономеров которых было больше 1.5—2.0, подобно низкозамещенным (галактозой) галактоманнанам *Palmae*, выполняющим также структурную (защитную) функцию. Со временем часть таксонов бобовых почти полностью утратила галактоманнаны в результате перехода запасающей функции от эндосперма к семядолям. У других таксонов при достаточно высоком содержании галактоманнанов в семенах, возможно, происходило увеличение числа галактозных остатков в составе полисахарида (соотношение меньше 1.5), приводящее к большей растворимости галактоманнанов в воде и как следствие — более быстрая мобилизация галактоманнанов при прорастании семян и более высокая скорость набухания (Buckeridge et al., 1995).

Таким образом, разная степень замещения галактоманнанов встречается в различных линиях бобовых. Низкая степень замещения маннозных остатков галактозой (соотношение МАН : ГАЛ больше 1.5) характерна для примитивных таксонов (*Caesalpinoidea*, *Sophoreae*) с высоким содержанием галактоманнанов в семенах, а также для более продвинутых таксонов, почти полностью утративших эти полисахариды на определенных стадиях филогенеза. Более высокая степень замещения галактоманнанов (соотношение МАН : ГАЛ меньше 1.5) свойственна для продвинутых таксонов бобовых (*Trifoleae*, *Galegeae*), сохранивших относительно высокое содержание этих полисахаридов в семенах, но утративших (в определенной мере) доминирующую роль галактоманнанов в качестве основного углеводного резерва семян.

Заключение

R. Bailey (1971) впервые указал на большие потенциальные возможности этой группы полисахаридов для систематики семейства бобовых при условии широкомасштабного исследования представителей семейства на содержание галактоманнанов. К сожалению, в настоящее время исследовано недостаточное число видов бобовых, что не позволяет в полной мере использовать основные характеристики галактоманнанов для целей систематики семейства. Однако имеющиеся данные выявляют некоторые корреляции величин характеристик галактоманнанов с таксонами семейства особенно на уровне подсемейств и триб.

Значение вышеуказанных характеристик галактоманнанов для использования их в качестве химических признаков систематики бобовых неравноценно. Очевидно, что привлечение такого признака, как распространение галактоманнанов, носит избирательный характер и ограничивается в основном теми видами бобовых, которые содержат эндосперм. С другой стороны, нахождение галактоманнанов (в минорных количествах) в семенах бобовых, не содержащих эндосперм, позволяет предполагать наличие этих полисахаридов у всех представителей семейства.

Такой признак, как содержание галактоманнанов в семенах различных бобовых, отражает в большей степени историю экологических адаптаций видов, что, вероятно, может быть использовано для реконструкции палеоареалов различных таксонов бобовых.

Другой химический признак — соотношение мономеров галактоманнана, напротив, является более консервативным, генетически детерминированным, в меньшей степени подвержен изменениям окружающей среды, что, на наш взгляд, позволяет применять его (как вспомогательный) в решении некоторых вопросов систематики семейства. Данный признак предпочтительно использовать для систематики семейства вместе с таким признаком, как содержание галактоманнанов в семенах. Комплексное применение этих двух признаков может также оказать помощь в установлении филогенетических взаимосвязей внутри различных таксонов семейства.

Унификация процедур выделения и очистки галактоманнанов, определения мономеров, составляющих их макромолекулу, является важным условием, которое может обеспечить реальную помощь в вопросах систематики семейства. Большое значение также имеет объект исследований — семена бобовых. Для выделения и последующей характеристики полисахаридов должны использоваться семена без заметных повреждений, 100%-ной всхожести, желательно свежесобранные; сбор семян лучше осуществлять с нескольких растений, представляющих вид в границах его естественного ареала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анулов О. В., Смирнова Н. И., Местечкина Н. М. и др. Характеристика и структура галактоманнана Астрагала серпоплодного (*Astragalus falcatus* Lam.) // Прикл. биохимия и микробиология. 1995. Т. 31. № 6. С. 645—649.

Анулов О. В., Щербухин В. Д. Галактоманнаны семян некоторых видов сем. *Fabaceae* // Раст. ресурсы. 1996. Т. 32. № 3. С. 102—105.

Местечкина Н. М., Анулов О. В., Смирнова Н. И., Щербухин В. Д. Изучение галактоманнана семян *Trifolium hybridum* L. // Прикл. биохимия и микробиология. 1996. Т. 32. № 6. С. 656—659.

Местечкина Н. М., Довлетмурадов К., Щербухин В. Д. Галактоманнан семян солодки обыкновенной (*Glycyrrhiza glabra*) // Прикл. биохимия и микробиология. 1991. Т. 27. № 3. С. 435—441.

Местечкина Н. М., Довлетмурадов К., Щербухин В. Д. Изучение водорастворимых полисахаридов плодов верблюжьей колючки *Alhagi persarum* L. // Прикл. биохимия и микробиология. 1993. Т. 29. № 1. С. 170—174.

Местечкина Н. М., Щербухин В. Д. Галактоманнан люцерны серповидной (*Medicago falcata* L.). Прикл. биохимия и микробиология. 1990а. Т. 26. № 1. С. 55—60.

Местечкина Н. М., Щербухин В. Д. Изучение галактоманнана *Galega orientalis* Lam. // Прикл. биохимия и микробиология. 1990б. Т. 26. № 6. С. 799—803.

Смирнова Н. И., Довлетмурадов К., Щербухин В. Д. Изучение структуры и свойств галактоманнана семян *Lagonychium farctum* // Прикл. биохимия и микробиология. 1987. Т. 23. № 4. С. 467—471.

Смирнова Н. И., Щербухин В. Д. Галактоманнан семян *Gleditsia caspia* (гледичии каспийской) // Прикл. биохимия и микробиология. 1988. Т. 24. № 5. С. 653—659.

Смирнова Н. И., Щербухин В. Д. Структура и ^{13}C ЯМР-спектроскопия галактоманнана семян *Indigofera tinctoria* // Прикл. биохимия и микробиология. 1989. Т. 25. № 2. С. 226—231.

Степаненко Б. Н. Резервные галактоманнаны и глюкоманнаны семян, луковиц и корневищ // Успехи химии. 1961. Т. 30. № 5. С. 626—644.

Щербухин В. Д. Галактоманнаны семян некоторых видов порядка *Fabales*, произрастающих в СССР // Раст. ресурсы. 1991. Т. 27. Вып. 2. С. 1—8.

Щербухин В. Д. Галактоманнаны отечественной флоры // Прикл. биохимия и микробиология. 1993. Т. 29. № 6. С. 803—813.

Щербухин В. Д., Местечкина Н. М., Смирнова Н. И., Анулов О. В. Галактоманнан гледичии обыкновенной (*Gleditsia triacanthos* L.), интродуцированной в России // Прикл. биохимия и микробиология. 1997. Т. 33. № 2. С. 213—216.

Яковлев Г. П. Бобовые земного шара. Л., 1991. 256 с.

Anderson E. Endosperm mucilages of legumes // Ind. and Eng. Chem. 1949. Vol. 41. N 12. P. 2887—2890.

Andrews P., Hough L., Jones J. K. N. Mannose-containing polysaccharides. The galactomannans of lucerne and clover seeds // J. Amer. Chem. Soc. 1952. Vol. 74. N 3. P. 4029—4032.

Bailey R. W. Polysaccharides in *Leguminosae* // Chemotaxonomy of Leguminosae. New York, 1971. P. 503—541.

Bewley Y. D., Black M. Seeds. Physiology of development and germination. 2 ed. New York; London, 1985. 345 p.

Bresolin T. M., Beltramini L. M., Sander P. C. et al. Physiochemical aspects of intermolecular interaction of the galactomannan from seeds of *Mimosa scabrella* Bentham // Latin American Applied Research. 1996. Vol. 26. N 1. P. 5—7.

Brillouet J. M., Carre B. Composition of cell walls from cotyledons of *Pisum sativum*, *Vicia faba* and *Glycine max* // Phytochem. 1983. Vol. 22. N 4. P. 841—847.

Buckeridge M. S., Panegassi V. R., Rocha D. C., Dietrich S. M. C. Seed galactomannan in the classification and evolution of the *Leguminosae* // Phytochem. 1995. Vol. 38. N 4. P. 871—875.

Buckeridge M. S., Reid J. S. G. Major cell wall storage polysaccharides in legume seeds: structure, catabolism and biological functions // Ciencia e Cultura. 1996. Vol. 48. N 3. P. 153—162.

Dea I. C. M., Morrison A. Chemistry and interaction of seed galactomannans // Advances in carbohydrate chemistry and biochemistry. 1975. Vol. 31. P. 241—312.

Dey P. M. Biochemistry of plant galactomannans // Advances in carbohydrate chemistry and biochemistry. 1978. Vol. 35. P. 341—376.

Edwards M., Bulpin P. V., Dea I. C M., Reid J. S. G. Biosynthesis of legume-seed galactomannans *in vitro* // Planta. 1989. Vol. 178. N 1. P. 41—51.

Farooqi M. I. H., Kapoor V. P., Khan P. S. H. Phytochemical observations on the seed galactomannan contens in some Indian *Leguminosae* // Research and Industry. 1985. Vol. 30. N 1. P. 144—149.

Gupta A. K., Chougule M. A., Padalkar R. K., Yadav V. K. A galactomannan from *Cassia spectabilis* DC. seeds // Indian J. Chemistry. 1995. Vol. 34. N 10. P. 889—892.

Kooiman P. Structures of the galactomannans from seeds of *Annona muricata*, *Arenga saccharifera*, *Cocos nucifera*, *Convolvulus tricolor*, and *Sophora japonica* // Carbohydrate Research. 1971. Vol. 20. N 6. P. 329—337.

Kooiman P. The relation between monosaccharide composition and specific oprical rotation of galactomannans from plant seeds // Carbohydrate research. 1972. Vol. 25. N 1. P. 1—9.

McCleary B. V., Matheson N. K., Small D. M. Galactomannans and galactoglucomannans in legume seed endosperms: structural requirements for β-mannanase hydrolysis // Phytochem. 1976. Vol. 9. P. 1111—1117.

Mohamed A. A., Rayas-Duarte P. Nonstarchy polysaccharide analysis of cotyledon and hull of *Lupinus albus* L. // Cereal chemistry. 1995. Vol. 7. N 2. P. 648—651.

Reid J. S. G. Reserve carbohydrate metabolism in germinating seeds of *Trigonella foenum-graecum* L. (*Leguminosae*) // Planta. 1971. Vol. 100. N 4. P. 131—142.

Reid J. S. G., Bewley J. D. A dual role for the endosperm and its galactomannan reserves in the germinative physiology of fenugreek (*Trigonella foenum-graecum* L.), an endospermic leguminous seed // Planta. 1979. Vol. 147. N 2. P. 145—150.

Reid J. S. G., Edwards M. E., Gidley M. J., Clark A. H. Mechanism and regulation of galactomannan biosynthesis in developing leguminous seeds // Biochem. Soc. Transaction. 1992. Vol. 20. N 1. P. 23—26.

Reid J. S. G., Meier H. Formation of reserve galactomannan in the seeds of *Trigonella foenum-graecum* // Phytochem. 1970a. Vol. 9. N 8. P. 513—520.

Reid J. S. G., Meier H. Chemotaxonomic aspects of reserve galactomannans in leguminous seeds // Pflanzenphisiol. 1970b. Vol. 62. N 1. P. 89—92.

Singh R. B., Mohan I., Jindal V. K. Polysaccharide occuring in water soluble *Grewia oppositifolia* seeds by isolation, purification and preliminary analysis // Acta Cienc. Indica Chem. 1995. Vol. 72. N 2. P. 648—651.

Tookey H. L., Lohmar R. L., Wolff I. A., Jones Q. New sources of seed mucilages // Agr. and Food Chem. 1962. Vol. 10. N 2. P. 131—133.

Институт биохимии им. А. Н. Баха
Москва
E-mail: inbio@glas.apc.org

Получено 3 X 1997

SUMMARY

This paper shows significance of polysaccharides, galactomannans of leguminous seeds for the chemotaxonomy of the *Fabaceae*. Based on literature data and our own investigations, three aspects of problem, occurrence of galactomannans among the taxa of legumes, their various yields in seeds and variations in the value of the molar ratio of mannose and galactose.

УДК 574.6.64 : 001.5 : 581.526.325

© И. И. Зайцева

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВЛИЯНИЯ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ НА ПЛАНКТОННЫЕ ВОДОРОСЛИ

I. I. ZAITSEVA. EXPERIMENTAL STUDY OF HEAVY METAL IMPACT ON PLANKTONIC ALGAE

В 1993—1996 гг. проведены токсикологические исследования в условиях лабораторных экспериментов на культурах зеленых и синезеленых водорослей, являющихся типичными представителями природных сообществ фитопланктона. В процессе экспериментов проводилась сравнительная оценка токсичности тяжелых металлов, различных по своим свойствам, валентности, степени изученности и сродству к комплексонам: Hg, Cu, Cd, Pb, As, V, Gd, Ce, Th, Sr, Li, Al. Исследовано защитное действие комплексонов ЭДТА, унитиола, тиосульфата натрия и аспарагина при интоксикации водорослей солями тяжелых металлов. Показано, что с увеличением валентности токсичность металлов по отношению к водорослям снижается.

Эффективность защитного действия комплексообразующих веществ значительно варьировала в зависимости от вида комплексона и ионов металлов. Наиболее универсальным и эффективным комплексоном является ЭДТА. Выявлено, что с увеличением валентности металлов (больше 2+) защитная роль комплексонов существенно снижается.

Ключевые слова: тяжелые металлы, фитопланктон, зеленые водоросли, синезеленые водоросли, токсичность.

Обзор литературных данных по токсичности тяжелых металлов для гидробионтов показывает, что пороговые концентрации значительно варьируют. Это связано с условиями проведения опытов и выбором тест-организмов и тест-реакций, по отклонениям которых от контрольных показаний судят о токсическом действии исследуемого вещества. Например, в опытах K. Sathya и K. Balakrishnan (1988) на чистых культурах *Scenedesmus* и *Nitzschia* показано достоверное снижение первичной продукции и концентрации пигментов у водорослей под воздействием ионов кадмия в концентрациях 10—50 мкг/л за 10 сут эксперимента; вместе с тем имеются данные D. Saksena, S. Sharma (1991) о токсическом действии кадмия, ртути и свинца на интенсивность дыхания и фотосинтеза природного фитопланктона (с преобладанием синезеленых водорослей) при содержании солей металлов в концентрациях 10—50 мг/л, т. е. в 1000 раз больших.

Токсичность тяжелых металлов в значительной степени определяется формой их содержания в водной среде. Установлено, что наиболее токсичной является ионная форма (Левина, 1972; Sposito, 1981; Бурдин, 1985; Линник, 1986). Различные физико-химические факторы, такие как температура, pH, жесткость воды, содержание органических веществ, существенно влияют на токсичность тяжелых металлов в первую очередь благодаря сорбции, образованию нерастворимых карбонатов, гидроксидов и разнообразных комплексов с органическими лигандами, что зачастую делает их биологически недоступными и малотоксичными (Hartung, 1973; Forstner, Wittmann, 1981; Khangarot et al., 1987; Мур, Рамамурти, 1987; Nugegoda, Rainbow, 1988). Чувствительность гидробионтов к тяжелым металлам зависит также от их способности синтезировать в клетках металлотионеины — белки, содержащие много сульфгидрильных групп, что обусловливает их высокую активность в связывании ионов металлов (Прокофьев, 1981). Тяжелые металлы могут связываться белками различной молекулярной массы (Мм) — от 6000 до 34000, что, вероятно, и определяет видоспецифичность гидробионтов к воздействию тех или иных концентраций ионов металлов (Albergoni et al., 1980; Piccini et al., 1983).

В этом также заключается один из основных механизмов очистки водной среды и детоксикации содержащихся в ней тяжелых металлов (Якубов и др., 1986; Феоктистов и др., 1991; Ступникова и др., 1991).

Материал и методика

Использование чистых культур водорослей широко применяется в токсикологических исследованиях. Они рассматриваются как модельные тест-организмы, представляющие важнейшее звено трофических цепей водных экосистем — первичных продуцентов. Исследования на чистых культурах водорослей привлекают большой точностью и воспроизводимостью получаемых результатов, а также простотой и удобством постановки лабораторных опытов независимо от времени года. Вместе с тем понятно, что сравнение получаемых на монокультурах водорослей результатов с природными сложноорганизованными сообществами фитопланктона довольно спорно и требует предельной осторожности.

В качестве тест-культур были выбраны *Scenedesmus obliquus* (Turp.) Kütz. (*Chlorococcales, Chlorophyta*) и *Anabaena variabilis* Kütz. (*Cyanophyta*), полученные из коллекции культур водорослей лаборатории микробиологии Биологического института Санкт-Петербургского государственного университета (СПбГУ). Эти водоросли широко распространены в природе и в то же время легко культивируются в лабораторных условиях.

Хлорококковые водоросли культивировали на среде Тамия: KNO_3 — 5.0, $MgSO_4$ — 2.5, KH_2PO_4 — 1.25, $FeSO_4 \cdot 7H_2O$ — 0.003 г/л, раствор микроэлементов — 1 мл/л, ЭДТА — 0.037 г/л.

Синезеленые предварительно выращивали на среде № 6 БИНИИ СПбГУ: KNO_3 — 1.0, $MgSO_4$ — 0.2, K_2HPO_4 — 0.2, $CaCl_2$ — 0.15, $NaHCO_3$ — 0.2 г/л, раствор микроэлементов — 1 мл/л.

В качестве тест-реакции на воздействие солей тяжелых металлов служила фотосинтетическая активность водорослей, о которой судили по количеству растворенного кислорода в среде, определяемого с помощью портативного термооксиметра AQUA-OXY.

Оценку токсичности исследуемых веществ проводили по методу A—Z теста Кнеппа в модификации Т. К. Мосиенко (1983) по изменению скорости ассимиляции у водорослей:

$$\Delta X = \frac{(O_{хв} - O_х) - (O_{кв} - O_к)}{O_{кв} - O_к} \cdot 100~\%,$$

где ΔX — изменение скорости ассимиляции в опыте по сравнению с контролем, $O_{хв}$ — содержание кислорода в опытной пробе в присутствии тест-культуры, $O_х$ — содержание кислорода в опытной пробе без водорослей, $O_{кв}$ и $O_к$ — то же в контроле.

Отрицательные значения ΔX свидетельствуют о снижении фотосинтетической активности водорослей в присутствии токсикантов; положительные значения ΔX — об увеличении скорости ассимиляции.

Численность водорослей, используемых в экспериментах, составила 1 млн кл./мл.

В качестве комплексообразующих веществ были испытаны следующие соединения: ЭДТА, унитиол, тиосульфат натрия и аспарагиновая кислота. Предварительно было установлено, что тест-культуры водорослей довольно устойчивы к влиянию на них самих комплексообразователей. Для более полного связывания ионов металлов комплексоны вносили в молярном соотношении не менее 1 : 1 (т. е. в избытке).

Все растворы солей тяжелых металлов и комплексонов готовили на деионизированной воде. При постановке краткосрочных опытов в качестве среды была использована вода, приготовленная по международному стандарту (ИСО 6341-82) с общей жесткостью 250 ± 25 мг/л и pH 7.8 ± 0.2.

Время экспозиции водорослей в растворах солей тяжелых металлов при непрерывном освещении составляло 24 ч, а время контакта комплексонов с растворами солей тяжелых металлов (до внесения в среду инокулята водорослей) 30 мин. Все опыты проводили в 3-кратной повторности при 2—3 параллельных сериях.

Результаты и их обсуждение

Выбор солей тяжелых металлов

Исходя из классификации элементов по их токсичности (Wood, 1974), было решено провести исследования на различных по своим свойствам, валентности, токсичности, доступности и степени изученности металлах, таких как:

— очень токсичные и относительно доступные: Hg, Cu, Cd, Pb, As, Cr;
— токсичные, но малорастворимые или очень редкие: V, Gd, Ce, Th;
— не опасные: Sr, Li, Al.

В настоящее время имеется обширная мировая и отечественная литература по токсическому влиянию тяжелых металлов на гидробионтов, в том числе на водоросли, по результатам лабораторных и натурных экспериментов (табл. 1). Приведенные в табл. 1 данные показывают, что диапазон токсичных концентраций для каждого из металлов достаточно широк, что объясняется многими факторами, в том числе различными методическими подходами при постановке токсикологических экспериментов.

Определение критерия оценки токсического действия тяжелых металлов на водоросли

Некоторые металлы, в том числе токсичные, активно участвуют как микроэлементы в биологических процессах, входя в состав витаминов, ферментов, гормонов, пигментов и других биологически активных веществ, однако при повышенных концентрациях ведут себя как токсиканты. Еще H. Bowen (1966) установил, что наиболее важный механизм токсического действия металлов на организмы заключается в подавлении ферментов. Это связано с их способностью вступать в химическое взаимодействие с сульфгидрильными (SH) группами различных макромолекул живых организмов, в первую очередь ферментных и других белковых структур, что приводит к блокированию течения ряда биохимических процессов (Оксенгендлер, 1982; Ершов, Плетенева, 1989).

Особое значение имеет влияние токсичных металлов на различные сообщества фитопланктона, представляющие собой начальное звено пищевых цепей, так как они являются первичными продуцентами органического вещества в водных экосистемах.

Тяжелые металлы уже в концентрациях 10^{-2}—10^{-3} мг/л могут вызывать деструктивные изменения у водорослей: угнетение фотосинтеза, повышение интенсивности деструкции, депигментацию и лизис (Брагинский, 1981). В присутствии солей тяжелых металлов происходит нарушение фотосинтеза и митохондриального дыхания. В опытах на изолированных хлоропластах было неоднократно показано ингибирующее действие солей тяжелых металлов на транспорт электронов: первичной мишенью при воздействии тяжелых металлов на фотосинтез являются окисляющиеся компоненты фотосистемы II, причем изменения возникают довольно быстро (Грушко, 1972, 1979; Патин, Морозов, 1974; Forstner, Wittmann, 1981; Цвылев и др., 1983; Бурдин, 1985). Таким образом, интенсивность фотосинтеза у водорослей является наиболее информативной тест-реакцией при интоксикации солями тяжелых металлов. Именно поэтому был выбран A—Z тест Кнеппа в модификации Мосиенко (1983), предлагающий оценивать токсичность веществ по изменению содержания растворенного кислорода в опытных и контрольных пробах с внесенными в них водорослями и без них. Данный метод не претендует на высокую чувствительность, зато он прост в исполнении, быстр и точен. Достоинство метода заключается еще и в том, что

ТАБЛИЦА 1

Характеристика токсичности тяжелых металлов для гидробионтов (составлено по: Грушко, 1979)

Металл	Содержание в природных водах, мг/л	ПДК, мг/л	Токсичные концентрации для гидробионтов, мг/л
Li	0.001—0.01	Не нормировано	7.2—100.0
Cu	0.001	0.01—0.1	0.001—2.0
Cd	0.0013	0.005—0.01	0.00017—6.0
Hg	0.00003—0.0028	Не допускается	0.0034—0.82
Pb	0.001—0.023	0.1	0.01—31.5
Sr	0.06—5.0	2.0	42.0—9615.0
Al	0.001—10.0	Не нормировано	0.5—176.0
Gd	—	—	—
Th	0.0001—0.001	Не нормировано	0.4—25.0
Ce	—	» »	0.14—190.0
As	0.064	0.05	0.1—25.0
V	0.0002—0.04	0.1	4.6—55.0
Cr	0.001—0.112	0.01—0.1	0.1—145.0

количество растворенного кислорода является жизненно важным параметром в водных экосистемах, влияющих на процессы самоочищения.

Выбор оптимального времени инкубации водорослей в растворах солей тяжелых металлов

Время контакта тест-организмов с ядовитым веществом является важным фактором, определяющим степень его токсичности. В водной токсикологии обычно используются краткосрочные (острые) и длительные (хронические) опыты, каждому из которых присущи свои достоинства и недостатки. Длительные опыты позволяют выявить токсические свойства веществ при достаточно низких концентрациях; кроме

ТАБЛИЦА 2

Изменение фотосинтетической активности зеленых водорослей под воздействием сульфата кадмия и комплексообразователей тиосульфата натрия и унитиола

Варианты опыта (концентрация, мг/л)	Продолжительность опыта, сут					
	1		7		14	
	А	Б	А	Б	А	Б
Контроль	0	2.69	0	7.72	0	5.82
Cd — 1	−8	2.44	−105	−0.79	−140	−1.58
Cd — 10	−42	1.46	−106	−0.56	−118	−1.16
Унитиол — 1	−27	1.69	+35	8.53	+6	6.03
Унитиол — 10	+35	2.79	+45	7.82	+65	8.33
Тиосульфат — 1	+9	2.66	+84	11.64	+46	8.43
Тиосульфат — 10	−14	1.26	−13	4.51	+62	8.14
Унитиол + Cd 1	−27	1.69	+35	8.53	+6	6.03
Унитиол + Cd 10	+35	2.79	+45	7.82	+65	8.33
Тиосульфат + Cd 1	+9	2.66	+84	11.64	+46	8.43
Тиосульфат + Cd 10	−14	1.26	−13	4.51	+62	8.14

Примечание. А — ΔX, изменение продукции кислорода, % к контролю; Б — чистая продукция, мг O_2/л; «+» — стимуляция; «−» — ингибирование процесса.

того, именно хронические опыты могут служить основой экологических прогнозов отдаленных последствий влияния загрязняющих веществ на живые организмы. Основное достоинство краткосрочных опытов — быстрота получаемого отклика организмов на воздействие токсикантов, что незаменимо при проведении скринингов по интересующим признакам. При использовании водорослей быстрый ответ предпочтительнее, так как водоросли имеют короткий жизненный цикл и обладают широкими возможностями физиологической адаптации, что может приводить к искажению получаемых результатов (Wuncheng Wang, 1982a, b). Поэтому в начале наших опытов время экспозиции составляло 1, 3, 7 и 14 сут. В табл. 2 представлены данные опыта по влиянию кадмия, унитиола и тиосульфата на фотосинтетическую активность водорослей на протяжении 14 сут. Показано, что с увеличением времени экспозиции токсичность сульфата кадмия возрастает, чистая продукция резко снижается уже через 1 сут, а в дальнейшем процессы деструкции органического вещества явно преобладают над продукцией водорослей. Однако эти изменения носят закономерный характер, что позволило нам остановить свой выбор на 1-суточной экспозиции водорослей в растворах токсикантов.

Краткосрочность опытов также дала возможность отказаться при их постановке от искусственных сред культивирования водорослей, большинство из которых содержат ЭДТА — комплексообразующее вещество, связывающее ионы металла в прочные комплексы.

Установление диапазона действующих концентраций солей тяжелых металлов на водоросли

Экспериментально устанавливались пороговые токсичные концентрации и концентрации солей тяжелых металлов, вызывающие изменения фотосинтетической активности водорослей больше, чем на 50 % (ЕС 50), по сравнению с контролем (табл. 3).

Для дальнейших исследований мы использовали повышенные концентрации металлов, вызывающие необратимые изменения жизнедеятельности водорослей. Это было показано в специальных опытах, результаты которых представлены в табл. 4.

На основании проведенных опытов показано, что наибольшей токсичностью характеризуются двухвалентные металлы, кроме стронция, что согласуется с литературными данными. С увеличением валентности металлов их токсичность снижается.

Низкая чувствительность водорослей к хрому и мышьяку обусловлена, видимо, еще и тем, что эти элементы в исследованных соединениях присутствовали в виде анионов ($K_2Cr_2O_7$ и Na_3AsO_4). Что касается ионов свинца, то, вероятно, происходит быстрое их осаждение в виде карбонатов в среде культивирования.

Токсичность тяжелых металлов зависит не только от катиона, но и от аниона. Токсическое действие хлоридов, нитратов и сульфатов примерно одинаково (Левина,

ТАБЛИЦА 3

Токсичные концентрации тяжелых металлов для водорослей

Металл	Концентрации, мг/л		Металл	Концентрации, мг/л	
	пороговая	>ЕС 50		пороговая	>ЕС 50
Литий	>400	>400	Гадолиний	>50	>400
Ртуть	0.1	0.5—1.0	Церий	>50	200
Медь	10	30—50	Торий	>100	200
Кадмий	1—5	>10	Ванадий	>10	20—30
Свинец	>50	>200	Мышьяк	>200	>200
Стронций	>100	>300	Хром	10	50
Алюминий	50	>100			

ТАБЛИЦА 4

Необратимые изменения фотосинтетической активности водорослей *Scenedesmus obliquus* под воздействием сульфата меди

Варианты опыта (концентрация, мг/л)	1-е сутки			2-е сутки			3-е сутки		
	Содержание O_2		ΔX, %	Содержание O_2		ΔX, %	Содержание O_2		ΔX, %
	мг/л	% от К		мг/л	% от К		мг/л	% от К	
Контроль	11.2	100	0	16.4	100	0	20.0	100	0
Cu — 10	10.4	93	−20	13.3	81	−33	14.4	72	−44
Cu — 50	8.9	79	−56	10.0	61	−68	10.6	53	−71
Cu — 100	8.45	76	−67	8.5	52	−84	8.8	44	−86
Через 1 сут после перенесения водорослей в контрольную среду									
Контроль	10.6	100	0	12.4	100	0	16.6	100	0
Cu — 10	9.0	85	−47	7.9	64	−85	9.4	57	−76
Cu — 50	7.9	74	−79	7.8	63	−87	9.1	55	−79
Cu — 100	7.6	71	−88	7.2	58	−98	6.8	41	−103

1972). Другие соединения одних и тех же тяжелых металлов могут проявлять неодинаковую токсичность по отношению к водорослям. В табл. 5 представлены данные по сравнительной токсичности различных солей кадмия и ртути на фотосинтетическую активность зеленых водорослей.

Токсичность кадмия в исследованных соединениях была примерно одинакова, тогда как токсичность ртути существенно отличалась в ряду: $HgCl_2 > Hg(CH_3COO)_2 >> Hg(CN)_2$.

ТАБЛИЦА 5

Влияние различных соединений ртути и кадмия на фотосинтетическую активность зеленых водорослей

Концентрация Cd, мг/л	ΔX, %	Концентрация Hg, мг/л	ΔX, %
$CdSO_4$		$HgCl_2$	
1	−11	0.1	+12
10	−41	0.5	−30
50	−48	1.0	−72
100	−60	10.0	−100
$Cd(CNS)_2$		$Hg(CH_3COO)_2$	
1	−23	0.1	−2
10	−36	0.5	−15
50	−52	1.0	−59
100	−61	10.0	−100
		$Hg(CN)_2$	
		10	+31
		50	0
		100	0
		200	−16

Известно, что токсичность тяжелых металлов уменьшается в присутствии хелатообразователей — веществ, образующих с ними прочные неионизирующие водорастворимые комплексы. К таким веществам относятся ЭДТА и ее соли (Ca, Na, Co), а также тиосульфат натрия, унитиол, некоторые карбаматы, аминокислоты и ряд природных соединений: гуминовые кислоты, фитин, пектиновые вещества (Битюцкий, Кащенко, 1966; Оксенгендлер, 1982; Якубов и др., 1986; Машковский, 1987; Borgmann et al., 1991; Brunetti et al., 1991).

Учитывая перечисленное выше, нами в качестве комплексообразующих веществ были использованы аспарагиновая кислота, ЭДТА, унитиол и тиосульфат натрия.

В результате проведенных опытов показано, что эффективность защитного действия комплексонов значительно варьирует в зависимости от вида металла. Наибольшей универсальностью отличается ЭДТА. Она наиболее эффективна для детоксикации меди, ртути и кадмия. В табл. 6 показано, что ЭДТА может снижать токсичность ионов меди в растворе до концентрации 500 мг/л (возможно, и выше). Наименьшую активность как комплексообразователь проявляет аспарагиновая кислота. Также установлено, что с увеличением валентности металлов (> 2) защитная роль комплексообразующих веществ существенно снижается.

ТАБЛИЦА 6

Степень защитного действия ЭДТА при интоксикации зеленых водорослей ионами меди

Варианты опыта (концентрация, мг/л)	ΔX, %	Чистая продукция, мг O_2/л
Контроль	0	8.6
ЭДТА — 2000	+22	10.5
Cu — 20	−43	0.9
Cu — 50	−88	0.9
Cu — 100	−92	0.5
Cu — 200	−94	0.5
Cu — 500	−94	0.5
Cu — 20 + ЭДТА	+21	10.3
Cu — 50 + ЭДТА	+22	10.4
Cu — 100 + ЭДТА	+21	10.3
Cu — 200 + ЭДТА	+16	10.0
Cu — 500 + ЭДТА	+9	9.4

Сравнение результатов, полученных на зеленых (эукариотах) и синезеленых (прокариотах) водорослях показало, что чувствительность последних для наиболее токсичных металлов (Hg и Cu) значительно превосходит таковую у зеленых хлорококковых водорослей: ЕС 50 для ртути у синезеленых составляла 1—10, у зеленых — 100—500 мкг/л; ЕС 50 для меди соответственно 1—10 и 10 000—50 000 мкг/л.

Это дает основание предполагать, что избирательность воздействия тяжелых металлов на различные виды водорослей природного фитопланктона может повлечь возникновение различных сукцессий планктонных сообществ с далеко идущими экологическими последствиями для водной экосистемы в целом.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 96-04-51035).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Битюцкий Н. П., Кащенко А. С. Комплексоны в регуляции питания растений микроэлементами. СПб., 1966. 214 с.

Брагинский Л. П. Оценка качества вод природных водоемов по токсикологическим показателям // Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. Л., 1981. С. 201—206.

Бурдин К. С. Основы биологического мониторинга. М., 1985. 157 с.

Грушко Я. М. Ядовитые металлы и их неорганические соединения в промышленных сточных водах. М., 1972. 172 с.

Грушко Я. М. Вредные неорганические соединения в промышленных сточных водах. Л., 1979. 159 с.

Ершов Ю. А., Плетенева Т. В. Механизмы токсического действия неорганических соединений. М., 1989. 272 с.

Левина Э. Н. Общая токсикология металлов. Л., 1972. 184 с.

Линник П. Н. Формы миграции тяжелых металлов и их действие на гидробионты // Экспериментальная водная токсикология. Рига, 1986. № 11. С. 114—154.

Машковский В. А. Лекарственные средства. Ч. 2. М., 1987. 181 с.

Методические рекомендации по определению форм миграции ионов металлов в природных водах / Сост. П. Н. Линник, Б. И. Набиванец. Киев, 1980. 32 с.

Мосиенко Т. К. A—Z тест Кнеппа и его использование для биотестирования природных и сточных вод // Обобщенные показатели качества вод — 83. Практические вопросы биотестирования и биоиндикации: Тез. докл. на Всесоюз. симп. Черноголовка, 1983. С. 87—90.

Мур Дж. В., Рамамурти С. Тяжелые металлы в природных водах. М., 1987. 286 с.

Оксенгендлер Г. И. Яды и противоядия. Л., 1982. С. 94—114.

Патин С. А., Морозов Н. П. Некоторые аспекты проблемы загрязнения морской среды тяжелыми металлами // Экологические аспекты химического и радиоактивного загрязнения водной среды. М., 1974. С. 7—12. (Тр. ВНИРО; Т. 100).

Прокофьев А. К. Химические формы ртути, кадмия и цинка в природных водных средах // Успехи химии. 1981. Т. 50. Вып. 1. С. 54—84.

Ступникова Т. В., Дегопа Н. Н., Зубкова Ю. Н. Использование взаимодействия гуматов с катионами тяжелых металлов при очистке промышленных сточных вод // Биол. науки. 1991. № 10. С. 118—124.

Феоктистов В. М., Морозов А. К., Заличева И. Н. Влияние гуминовых веществ на токсичность меди и цинка для *Daphnia magna* // Там же. 1991. С. 130—135.

Цвылев О. П., Ткаченко В. Н., Старцева А. И. Роль абиотического и биотического факторов в нарушении фотосинтетической активности водорослей в присутствии тяжелых металлов // Экологические аспекты химического и радиоактивного загрязнения водной среды. М., 1983. С. 7—14.

Якубов Ш. А., Разумовская Р. Г., Суворова Т. Ф. Средства предотвращения отрицательного влияния загрязнения на гидробионтов // 5-й съезд ВГБО (Тольятти, 15—19 сент. 1986 г.). Ч. 2. Куйбышев, 1986. С. 227.

Albergoni V., Piccini E., Copellotti C. Response to heavy metals in organisms. — 1. Excretion and accumulation of physiological and non physiological metals in *Euglena gracilis* // Comp. Biochem. Physiol. 1980. Vol. 67. P. 121—127.

Borgmann U., Norwood W. P., Babirad L. M. Relationship between chronic toxicity and bioaccumulation of cadmium in *Hyalella azteca* // Can. J. Fish. and Aquat. Sc. 1991. Vol. 48. N 6. P. 1055—1060.

Bowen H. J. M. Trace elements in biochemistry. New York, 1966. 306 p.

Brunetti R., Marin M., Bressan M. et al. Effect of the chelating agent nitrilotriacetic acid (NTA) on the toxicity of metals (Cd, Cu, Zn and Pb) in the sea urchin *Paracentrotus lividus* LMK // Vie et milieu. 1991. Vol. 41. N 1. P. 39—43.

Forstner U., Wittmann G. T. W. Metal pollution in the aquatic environment. Heidelberg, 1981. 486 p.

Hartung Polf. Biological effects of heavy metal pollutants in water // Metal Ions Biol. Syst. New York; London, 1973. P. 161—172.

Khangarot B. S., Ray P. K., Harish Chandra. Preventive effects of amino acids on the toxicity of copper to *Daphnia magna* // Water, Air and Soil Pollution. 1987. Vol. 32. N 3/4. P. 379—387.

Nugegoda D., Rainbow P. S. Effect of a chelating agent (EDTA) on zinc uptake and regulation by *Palaemon elegans* (*Crustacea, Decapoda*) // J. Mar. Biol. Ass. U. K. 1988. Vol. 68. N 1. P. 25—40.

Piccini E., Coppellotti C., Guidolin L., Albergoni V. Biological mechanisms of heavy metal detoxication in Protozoa // Heavy Metals Environ.: Int. Conf. Heidelberg, 1983. Vol. 1. P. 314—317.

Saksena D. N., Sharma S. P. Effect of heavy metals on the primary production of phytoplankton in a freshwater fish pond at Gwalior, Madhya Pradesh // J. Environ. Biol. 1991. Vol. 12. N 2. P. 159—162.

Sathya K. S., Balakrishnan K. P. Physiology of phytoplancton in relation to metal concentration: effect of cadmium on *Scenedesmus bijugatus and Nitzschia palea* // Water, Air and Soil Pollut. 1988. Vol. 38. N 3-4. P. 283—297.

Silverberg B. A. Ultrastructural localization of lead in *Stigeoclonium tenue* (*Chlorophycea, Ulotrichales*) as demonstrated by cytochemical and X-ray microanalysis // Phycologia. 1975. Vol. 14. N 4. P. 265—274.

Sposito G. Trace metals in contaminated waters // Environ. Sci. and Technol. 1981. Vol. 15. N 4. P. 396—403.

Sprague Y. B. Promissing anti-pollutant: chelating agent NTA protects fish from copper and zinc // Nature. 1968. Vol. 220. P. 1345—1346.

Wood J. M. Biological cycles for toxic elements in the environment // Science. 1974. Vol. 183. P. 1049—1053.

Wuncheng Wang. The acute effects of iron and EDTA on oxygen production by algal communities // Environment International. 1982. Vol. 9. P. 307—312.

Wuncheng Wang. An algal assay technique for aquatic toxicants // Report of Investigation 101. Illinois State Water Survey. Champaing, 1982. 30 p.

Институт озероведения РАН
Санкт-Петербург

Получено 29 I 1998

SUMMARY

Using pure cultures of *Scenedesmus obliquus* (N 13) and *Anabaena variabilis* (FD) as model of natural phytoplankton, laboratory tests were conducted in 1993—1996 for the study of heavy metal impact on algae. The criteria of evaluation of heavy metal toxicity for algae are discussed. The extent to which heavy metals affect algae depends heavily on their valency as well as the algae species. Chelating agents can decrease the acute toxicity of heavy metals for algae, but their influence is selective and related to metal ions affinity for different complexons.

УДК 581.5

© Л. Б. Заугольнова

ИЕРАРХИЧЕСКИЙ ПОДХОД К АНАЛИЗУ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ МАЛОГО РЕЧНОГО БАССЕЙНА (НА ПРИМЕРЕ ПРИОКСКО-ТЕРРАСНОГО ЗАПОВЕДНИКА)

L. B. ZAUGOLNOVA. HIERARHICAL APPROACH TO FOREST VEGETATION OF SMALL RIVER BASIN (WITH SPECIAL REFERENCE TO THE PRIOKSKO-TERRASNJI RESERVE)

С позиций концепции иерархического континуума предложен подход к анализу растительности, который основан на следующих принципах: 1) рассматриваются пространственные единицы разного масштаба, 2) единицы растительности и земной поверхности выделяются по несовпадающим признакам, 3) каждая единица характеризуется своим экологическим пространством (ЭП) по осям наиболее значимых параметров среды (увлажнение и pH почвы, мощность органогенного горизонта, освещенность). Проведен анализ ЭП разномасштабных единиц территории и растительности лесной катены на примере малого речного бассейна (р. Таденка, Приокско-Террасный заповедник). Для земной поверхности анализируются следующие единицы: микросайт, биотоп, экотоп, малый речной бассейн (катена). Для растительности рассматриваются единицы, соответствующие по масштабу единицам земной поверхности (микро-, мезо- и макрофитохоры). Типы микрофитохор выделены с помощью константных видов сосудистых растений, типы мезофитохор — по соотношению эколого-фитоценотических групп видов.

ЭП по измеренным параметрам среды пересекаются практически у всех экотопов и биотопов, что свидетельствует об их экологическом сходстве. Однако некоторые экотопы и биотопы обладают специфическим ЭП. Частичное совпадение ЭП отмечено также для фитохор разного типа, что позволяет рассматривать их в качестве сукцессионных вариантов. Определены варианты фитохор, состав которых зависит в первую очередь от экологических факторов.

Ключевые слова: лесная растительность, пространственные единицы, экологическое пространство.

Выявление ведущих факторов дифференциации видового состава и структуры современной лесной растительности — одна из актуальных проблем лесной фитоценологии. Изучение этого вопроса имеет длительную историю, начиная с анализа экологических рядов лесных сообществ в работах В. Н. Сукачева (1928), построения эколого-динамических рядов растительности (Сочава, 1972) и кончая многочисленными примерами градиентного анализа в современной англоязычной литературе, о чем, например, свидетельствуют публикации в «Journal Vegetation Science» за 1991—1997 гг.

Развитие концепции иерархического континуума, включающей представление о структуре растительного покрова как иерархически организованной разномасштабной мозаике (Коротков, 1991; The mosaic-cycle..., 1991; Collins et al., 1993; Восточноевропейские..., 1994), дает новый импульс подобным исследованиям благодаря целостному видению растительного покрова и хорошо выраженному интересу к выявлению механизмов поддержания биоразнообразия.

В данной работе сделана попытка на примере растительности конкретной территории реализовать иерархический подход для выявления роли как экологических, так и сукцессионных факторов в дифференциации видового состава лесной растительности и некоторых механизмов поддержания видового разнообразия.

В основу развиваемого подхода положены следующие принципы: 1) производится выделение пространственных единиц разного масштаба, 2) единицы растительности и земной поверхности выделяются по несовпадающим признакам, 3) каждая единица характеризуется своим экологическим пространством по осям наиболее значимых параметров среды; под экологическим пространством (ЭП) понимаются диапазоны всех измеренных параметров среды, характеризующие те или иные единицы земной поверхности или растительности.

Для членения земной поверхности использована следующая система единиц увеличивающегося размера: микросайт — биотоп — экотоп — малый речной бассейн (катена).

Микросайт — наименьшая единица поверхности в данном исследовании — соответствует элементу неоднородности небольшой площади (от 10 до 100 м^2).

Биотоп рассматривается как часть средового пространства, свойства которого определяются преобразующей деятельностью эдификаторов; он соответствует понятию биотопа у В. С. Ипатова (1990). Для лесной территории имеет смысл маркировать биотопы по доминантам древесного яруса, поскольку разные виды неодинаково преобразуют абиотическую среду. Величина разных биотопов на изученной территории варьирует от одного до десятков гектар. Биотоп по этим характеристикам ближе всего к элементарному ландшафту (Ландшафтно-геохимические..., 1989).

Экотоп представляет собой еще более крупный элемент неоднородности и характеризуется сходным положением в рельефе, режимом увлажнения и подстилающей породой, т. е. выделяется исключительно по свойствам косной среды. Как правило, в его пределах можно выделить несколько биотопов. Экотоп ближе всего по свойствам и протяженности к простому или сложному урочищу (Аненская и др., 1963).

Совокупность экотопов по гидрохимическому стоку формирует малый речной бассейн высокого порядка (катену). Каждый вариант перечисленных иерархических единиц характеризуется определенным положением в осях наиболее значимых экологических факторов, т. е. занимает некоторое экологическое пространство. Это позволяет сопоставлять как разные единицы земной поверхности, так и единицы растительности и выяснять степень перекрытия их ЭП.

Подход к анализу растительного покрова на основе изучения его неоднородности (в частности, катенных комплексов) формируется в настоящее время в фитоценологии (Катенин, 1988; Холод, 1991; Gillet, Gallandat, 1996). В рамках этого подхода растительный покров территории рассматривается как неоднородный иерархический континуум, разделение которого на отдельные фрагменты (фитохоры) может осуществляться последовательно в разном пространственном масштабе. При этом возможно использование разного набора видов для характеристики разномасштабных единиц (Maarel, 1996).

Наиболее мелкие единицы растительного покрова, соответствующие разным микросайтам, — микрофитохоры (МИКФ); они выделены на основе константных видов. Размеры МИКФ обычно не превышают 100 м^2 и по объему они ближе всего к понятию микрогруппировок (Ярошенко, 1958). МИКФ одного типа наиболее однородны по составу и структуре, хотя могут отличаться по степени доминирования отдельных видов.

Более крупные элементы неоднородности растительного покрова — мезофитохоры (МЕЗФ) — выделены по соотношению эколого-ценотических групп видов. Величина МЕЗФ может варьировать в широких пределах — от нескольких аров до нескольких десятков гектар, фитохоры этого масштаба обычно и называют сообществами. МЕЗФ по пространственному масштабу соответствует биотопу. Растительность в пределах современного экотопа (макрофитохора), как правило, представляет набор разных МЕЗФ и может характеризоваться их распределением.

В современной литературе уже стало традицией использование статистических методов градиентного анализа (метод главных компонент, анализ соответствий), для которых разработана целая серия компьютерных программ (Уланова, 1995; Wildi, Orloci, 1996). При этом виды или фитохоры ординируются по абстрактным осям варьирования. Однако появляются работы (Oksanen, Tonteri, 1995), где высказываются сомнения по поводу содержательности такого подхода, поскольку ординационные оси не тождественны самим градиентам среды. Эти авторы подчеркивают, что более информативным может оказаться прямой анализ градиентов. Сопоставление экологического пространства разных единиц и является примером такого прямого анализа растительности и параметров среды.

Материалы и методы

Материал собран в июне—июле 1994—1997 гг. на территории Приокско-Террасного заповедника (южная граница подзоны хвойно-широколиственных лесов). Объектом исследования послужил бассейн р. Таденки (левого притока Оки), которая имеет длину около 10 км.

Описание растительности проводили на площадках 25 м^2 (в обработку включены только лесные биотопы — 163 площадки). Для видов указывали обилие по шкале Браун-Бланке в каждом из ярусов, учитывали состав сосудистых растений и мхов. В настоящей работе рассматриваются результаты анализа только сосудистых растений. Выявление константных видов проведено с помощью программы SYNTAXON (автор Д. Овчинников). Для определения балловых оценок среды использована программа ECOSCALE (автор Т. И. Грохлина), программы разработаны в Пущинском научном центре (Заугольнова и др., 1995). При оценке роли факторов среды использована программа MULVA-5 (Wildi, Orloci, 1996).

Чтобы охарактеризовать некоторые условия среды (экологического пространства — ЭП), проводили непосредственные измерения параметров: pH, мощности гумусового или торфяного горизонта, освещенности. На каждой площадке в 1—2 точках собирали образцы почвы на глубине 5, 10, 20 см для определения pH водной вытяжки с помощью pH-метра, кроме того, для каждого биотопа проводили однократное измерение pH до глубины 80—100 см. На почвенных прикопках устанавливали мощность гумусового или торфяного горизонтов.

Для характеристики радиационного («светового») режима описываемых площадок использован метод фотографирования полога с помощью сверхширокоугольных объективов: «Мир-20» (с углом зрения 96 град по диагонали кадра) в 1994 г. и «Зенитар» 2.8/16 — «рыбий глаз» (180 град по диагонали) в 1995—1997 гг.; фотоаппарат располагали на высоте 40 см в центре площадки. В качестве оценки «прозрачности» полога определяли среднюю долю (относительная площадь, %) просветов в поле зрения объектива.

Для оценки режима увлажнения использовали балловые оценки, вычисленные на основе обработки геоботанических описаний по шкале Д. Н. Цыганова (1983). Балловая оценка представляет собой среднюю взвешенную (на обилие) середину интервала всех видов, отмеченных на площадке (Заугольнова и др., 1995).

Биотопы характеризовали совокупностью площадок, которые располагались на участках с определенными доминантами древесного полога (10—15 площадок на биотоп). Информация о долевом участии видов деревьев в составе полога получена из таксационных описаний (по неопубликованным материалам в архиве заповедника).

Экотопы выделяли на основе типа подстилающих пород, положения в рельефе и мощности перекрывающего их песчаного покрова. Эта информация получена на основе карты заповедника (Фридланд, 1955).

Результаты и их обсуждение

Характеристика основных вариантов экотопов бассейна р. Таденки

В соответствии с членением рельефа долины р. Оки в районе Приокско-Террасного заповедника выделяются 3—4 надпойменные террасы, которые более или менее четкими уступами поднимаются на высоту до 120—180 м над ур. м. Бассейн р. Таденки выбран в качестве элементарной катены. Вдоль р. Таденки можно выделить 2 террасы, при этом верхняя часть второй террасы постепенно переходит в водораздельное пространство. Террасы бассейна р. Таденки сложены тремя типами пород: известняками карбона, карбоновыми тяжелыми темноцветными глинами и четвертичными моренными охристыми суглинками. Они прикрыты сверху песчаными наносами разной мощности (1—2 м и более) (Фридланд, 1955).

Поскольку число вариантов экотопов при учете всех указанных признаков оказывается слишком большим, была проведена предварительная работа по оценке степени перекрытия ЭП разных вариантов экотопов на основе сопоставления измеренных факторов среды. Те варианты экотопов, для которых наблюдалось практически полное перекрытие ЭП, объединялись и характеризовались одной общей выборкой. Оказалось, что ЭП лесных биотопов на 2 нижних террасах р. Оки в пределах исследованной катены практически совпадает. Такое сопоставление позволило рассматривать в качестве достаточно различимых по измеренным параметрам среды следующие варианты экотопов в пределах бассейна реки Таденки.

I. Пойма р. Таденки, сложенная современным аллювием.

II. 1—3-я террасы р. Оки (1—2-я террасы р. Таденки) с выровненным или бугристым рельефом: IIа — на известняках, IIб — на тяжелых глинах, IIв — на моренных суглинках.

III. 3—4-я террасы р. Оки (местный водораздел), слабо дренированные депрессии на моренных суглинках.

ЭП основных вариантов экотопов по 2 средовым характеристикам, наиболее зависимым от абиотических условий, показано на рис. 1, *А*. Бóльшая часть ЭП выделенных экотопов совпадает, несмотря на значительные различия в высоте, рассеченности рельефа, мощности песчаных наносов и характере подстилающих пород. Таким образом, практически во всех типах экотопов существуют участки, эквивалентные по таким свойствам, как увлажнение и уровень кислотности почвы.

Однако некоторые типы экотопа обладают специфическим ЭП. Так, для экотопа на известняках (IIа) свойственны относительно высокие значения pH в сочетании со средним уровнем увлажнения, не отмеченные для других экотопов. Экотоп моренных суглинков (IIв) выделяется среди других по широкому диапазону увлажнения и низким значениям pH. Экотоп III довольно хорошо дифференцирован, и его ЭП характеризуется наиболее низкими значениями pH в сочетании с застойным переувлажнением. Специфическими чертами экотопа I являются относительно высокие значения pH в сочетании с повышенным проточным увлажнением.

Если экотопы будут выделены по мощности песчаных наносов (4 градации), то их экологическое пространство совпадает в значительной степени (рис. 1, *Б*) для вариантов 1 и 2 (< 75 и 75—125 см), а также для 3 и 4 (125—200 и > 200 см). Правда, у каждой пары вариантов имеется своя специфическая часть пространства: у вариантов 1 и 2 она характеризуется более высокими значениями pH (до 8.0—8.5) и средним уровнем увлажнения, а для вариантов 3 и 4 — более кислой реакцией (до 3—4) и широким диапазоном увлажнения — от самого низкого до самого высокого.

Подобные различия являются не столько результатом изменчивости данного признака, сколько косвенным отражением влияния подстилающих пород. Дело в том, что распределение вариантов с разной мощностью песчаных наносов тесно связано с характером подстилающих пород (рис. 1, *В*): маломощные песчаные наносы чаще встречаются на известняках и тяжелых глинах, а более мощные — на моренных суглинках. Таким образом, такой признак экотопа, как мощность песчаных наносов, может выступать лишь в качестве дополнительной характеристики экотопа.

Флора экотопов может рассматриваться в качестве характеристики макрофитохор, которые развиты на каждом из экотопов. Сравнительная характеристика флоры экотопов, с одной стороны, свидетельствует о значительном сходстве состава лесной растительности (табл. 1), а с другой — демонстрирует довольно существенные различия (табл. 2).

Сопоставление отдельных видов растений с высокой встречаемостью (табл. 2) показывает, что в экотопе на известняках растительность характеризуется преобладанием неморальных видов, а на моренных суглинках преимущество имеют бореаль-

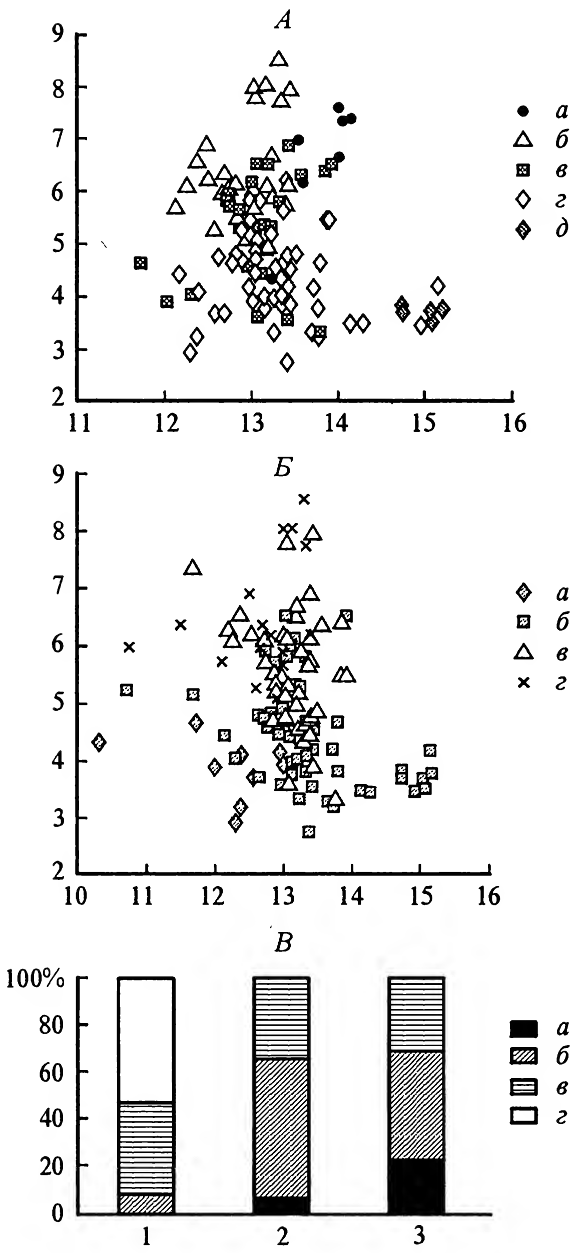


Рис. 1. Экологическое пространство экотопов в пределах малого речного бассейна р. Таденки (катены).

А — экотопы выделены по характеру подстилающих пород и положению в рельефе: *а* — в пойме реки (I); *б*—*д* — террасы и местный водораздел: *б* — на известняках (IIа), *в* — на тяжелых глинах (IIб); *г* — на моренных суглинках дренированные (IIв), *д* — слабодренированные (III). *Б* — экотопы выделены по мощности песчаных наносов: *а* — более 200 см, *б* — 120—200 см, *в* — 75—120 см, *г* — менее 75 см. *В* — соотношение между типами экотопов по мощности песчаных наносов и подстилающим породам на террасах и местном водоразделе. Мощность наносов, см: *а* — >200, *б* — 125—200, *в* — 75—125, *г* — <75. По вертикальным осям: *А*, *Б* — баллы по шкале увлажнения, *В* — доля площадок на территории с соответствующей мощностью песчаных наносов. По горизонтальным осям: *А*, *Б* — показатель кислотности водной вытяжки почвы; *В* — экотопы: *1* — на известняках, *2* — на тяжелых глинах, *3* — на моренных суглинках.

ТАБЛИЦА 1

Коэффициент сходства Жаккара для флористического состава лесной растительности в экотопах террас

Тип экотопа	Число видов	Экотоп IIб	Экотоп IIв/III
IIa (известняки)	147	62.1	53.8
IIб (глины)	140		56.5
IIв + III (моренные суглинки)	170		

Примечание. Суммарное число видов — 217, общее для всех экотопов — 102.

ТАБЛИЦА 2

Встречаемость некоторых константных видов в разных экотопах

Константные виды фитохор	Встречаемость, %		
	IIa	IIб	IIв + III
Неморальные виды			
Aegopodium podagraria L.	100	100	28
Asarum europaeum L.	81	95	24
Carex pilosa Scop.	30	52	48
Galeobdolon luteum Huds.	79	95	33
Lathyrus vernus (L.) Bernh.	70	61	24
Viola mirabilis L.	72	69	15
Бореальные виды			
Calamagrostis arundinacea (L.) Roth.	45	91	100
Frangula alnus Mill.	21	9	67
Luzula pilosa (L.) Willd.	6	26	56
Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt	27	91	54
Melampyrum pratense L.	9	26	74
Solidago virgaurea L.	9	56	43
Trientalis europaea L.	15	35	72
Vaccinium myrtillus L.	3	17	69
V. vitis-idaea L.	3	39	74

ные виды. Растительность экотопа на глинах занимает промежуточное положение: здесь высока встречаемость как неморальных видов, так и некоторых бореальных, а такой вид, как *Maianthemum bifolium*, именно здесь обладает максимальной встречаемостью.

Даже столь краткая характеристика растительного покрова свидетельствует не только о сходстве, но и о значительной специфике его состава в разных экотопах.

Характеристика микросайтов и типов микрофитохор

Наиболее мелкая мозаика растительности, отслеженная на примере сосудистых растений нижнего яруса, имеет масштаб порядка 10—100 м^2. Основные варианты микрофитохор (МИКФ) выявляются на основе константных видов во всей совокупности описаний (табл. 3).

Распределение основных типов МИКФ в экологическом пространстве учтенных факторов показано на рис. 2 на примере экотопа на моренных суглинках. Тип МИКФ 1а занимает микросайты со средним уровнем увлажнения, средним и низким уровнем

ТАБЛИЦА 3

Характеристика микрофитохор

Тип МИКФ	Класс	Союз	Константные виды
1а	Querco-Fagetea	Querco-Tilion	*Aegopodium podagraria, Lathyrus vernus, Stellaria holostea, Viola mirabilis*
1б	То же	Alno-Padion	Виды 1а + *Geum rivale, Crepis paludosa, Cirsium oleraceum*
1в	»	Querco-Tilion	Виды 1а + *Oxalis acetosella, Dryopteris carthusiana, Milium effusum*
1г	»	То же	Виды 1а + *Vaccinium myrtillus, Trientalis europaea, Maianthemum bifolium*
2а	Vaccinio-Piceetea	Vaccinio-Piceion	*Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea, Pleurozium schreberi, Dicranum* sp.
2б	То же	То же	*Molinia caerulea, Salix aurita, Calamagrostis canescens, Sphagnum girgensohnii*
2в	»	»	*Pteridium aquilinum, Solidago virgaurea*
3	Vaccinietea uliginosi	Ledo-Pinion	*Vaccinium uliginosum, Ledum palustre, Eriophorum vaginatum, Sphagnum magellanicum*

Примечание. Названия таксонов приведены по С. К. Черепанову (1995). Названия синтаксонов даны по двум источникам (Korotkov et al., 1991; Соломещ, 1994). К сожалению, при современном состоянии синтаксономии растительности Средней России (на основе флористической классификации) оказывается затруднительной однозначная диагностика этих фитохор в ранге ассоциаций.

трофности почв, средним и высоким значением pH, низкой освещенностью. Тип 1б встречается в микросайтах с более высоким уровнем увлажнения, трофности и pH почвы, но с низкой освещенностью. Экологические пространства этих МИКФ перекрываются в значительной степени. Это может означать сходную вероятность существования таких типов МИКФ на одной и той же территории, т. е. они могут сменять друг друга в процессе сукцессионных циклов.

Типы МИКФ 1в и 1г занимают микросайты со средним уровнем увлажнения, средним и низким уровнем трофности, средним значением pH, низкой освещенностью, их экологические пространства практически совпадают, поэтому эти варианты микрофитохор могут рассматриваться в качестве сукцессионных вариантов. Экологические пространства типов 1а + 1б и 1в + 1г в значительной степени перекрываются.

Тип МИКФ 2а соответствует микросайтам со средним и высоким уровнем увлажнения, средней и низкой трофностью, низкими значениями pH, относительно высокой освещенностью. ЭП пересекается с таковым типа 1в + 1г. Тип 2б занимает микросайты с высоким уровнем увлажнения, низкой трофностью и значениями pH, средним и высоким уровнем освещенности. ЭП пересекается с таковым типа 2а и 1в. Тип 2в встречается на микросайтах с низким и средним уровнем увлажнения, широким диапазоном трофности и значений pH, средним и высоким уровнем освещенности; его ЭП пересекается практически с ЭП всех остальных типов, но тип 2в имеет и свое экологическое пространство (низкие значения pH и уровень увлажнения).

Тип 3 соответствует микросайтам с избыточным застойным увлажнением, очень низкими значениями pH и с относительно высокой освещенностью.

Взаимное положение различных МИКФ в ЭП позволяет представить динамические тренды в травяном ярусе как при направленном изменении параметров среды, так и при их относительном постоянстве.

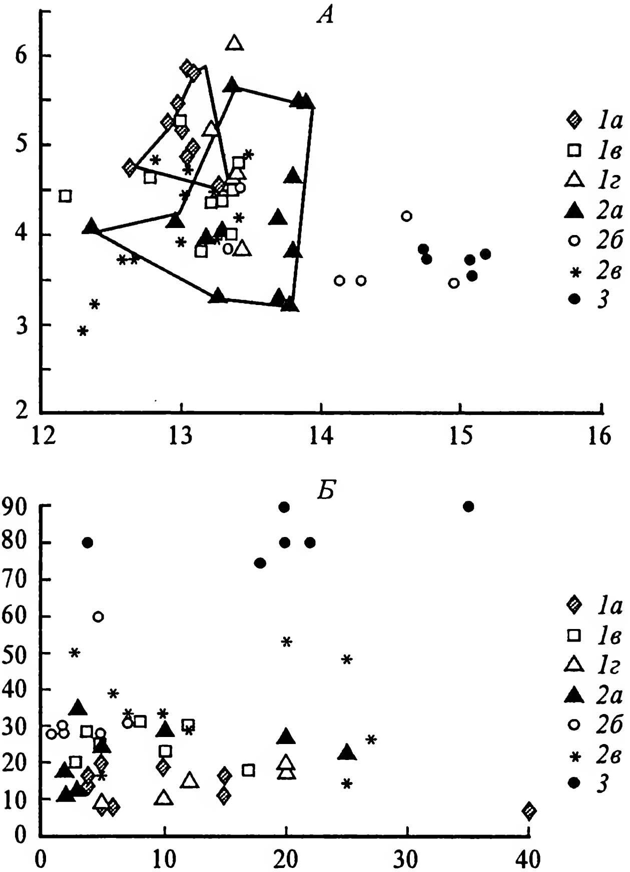


Рис. 2. Экологическое пространство микрофитохор (экотоп на моренных суглинках) в диапазонах кислотность—увлажнение (*А*) и режим освещения—трофность почв (*Б*).

Типы микрофитохор — см. табл. 3. По осям ординат: *А* — значение pH, *Б* — доля просвета в пологе, %; по осям абсцисс: *А* — баллы шкалы увлажнения (Hd), *Б* — мощность органогенного горизонта, см.

Так, под кронами ели может существенно изменяться величина pH. По нашим наблюдениям, величина pH на глубине 0—5 см в экотопе IIв (на моренных суглинках) под кронами ели варьирует в пределах 3.24—4.50, а при отсутствии деревьев достигает 5.17—6.10. В первом диапазоне преимущественно встречаются МИКФ типа 2а, во втором — 1а, 1б, 1в.

Когда отмирает дерево, происходят постепенное восстановление pH до более высоких значений и соответствующая смена растительности. Но поскольку разные МИКФ могут занимать одну и ту же часть экологического пространства, их смена может осуществляться и без изменения параметров среды, только за счет популяционных процессов. Эти локальные смены соответствуют микросукцессионным циклам и занимают сравнительно короткие промежутки времени — порядка десятилетий.

Иная ситуация наблюдается в экотопе IIа (на известняках), где микросайты под кронами ели имеют pH 3.9—4.3, а между ними 4.9—5.2, причем различия прослеживаются даже на глубине 80—100 см. Однако каких-либо существенных изменений в травяном ярусе не происходит. Можно предположить, что в данном случае имеет место некоторая инерционность популяционных реакций. Основными причинами такой инерции являются широкий диапазон экологической толерантности видов и дефицит зачатков для появления видов иной экологии.

ТАБЛИЦА 4

Корреляционные коэффициенты между флористическим составом МИКФ и параметрами среды

МИКФ	Число площадок	Средовые градиенты			
		Увлажнение	pH	Мощность органогенного горизонта	Освещение
Все	64	−0.0582	0.3704	0.3836	0.7183
1а, 1в, 1г, 2а	40	−0.1584	0.2463	0.0969	0.5453
2б, 2в	18	0.7092	0.0288	0.4896	0.2349
2б, 2в, 3	24	0.1687	0.0556	0.6368	0.8346

Использование ординации размытых объектов (Roberts, 1986) позволяет установить основные градиенты (табл. 4), определяющие дифференциацию видового состава МИКФ. В качестве примера использована растительность в пределах экотопов на моренных суглинках (экотопы IIа, III).

В данном случае разные части экологического пространства очерчены по наличию МИКФ разного типа. Данные табл. 4 позволяют заключить, что в разных частях экологического пространства ведущими оказываются разные средовые факторы или их сочетания.

Таким образом, некоторые типы микрофитохор, с одной стороны, занимают специфическую часть ЭП, а с другой — их пространства частично или полностью взаимно перекрываются, что, собственно, и является отражением континуальности растительного покрова на этом иерархическом уровне. В пересекающихся частях ЭП разные типы микрофитохор связаны сукцессионными процессами, которые могут идти в разных направлениях как при наличии средовых трендов, так и при их отсутствии только за счет популяционной динамики видов. Именно эти части ЭП интересны для мониторинга, поскольку здесь растительность особенно динамична и чувствительна к изменениям среды.

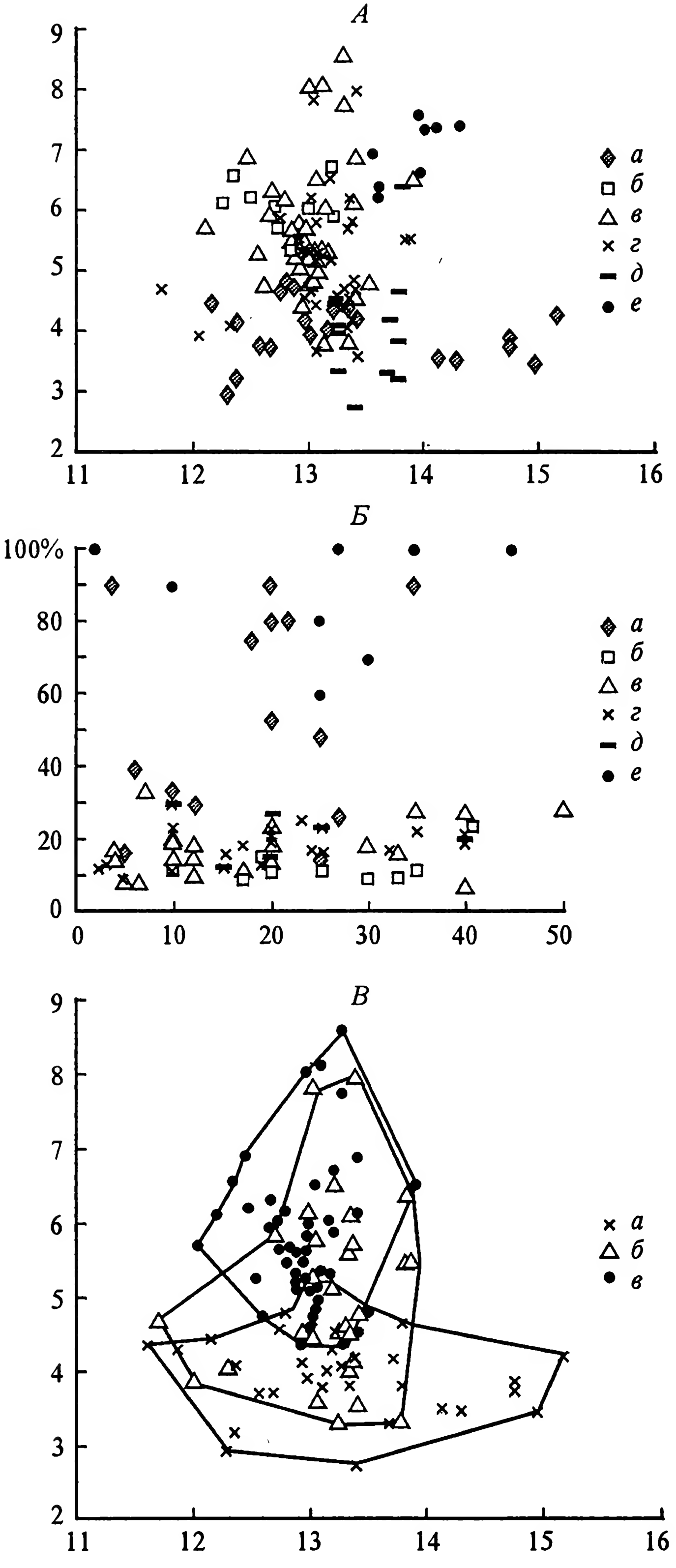
Типы биотопов и мезофитохор

Условием отнесения участка к тому или иному типу биотопа служило участие вида-эдификатора, которое устанавливалось по таксационной формуле древостоя для соответствующего лесотипологического выдела. Доминантом считался вид, участие которого превышало 5 единиц, в остальных случаях биотоп был отнесен к смешанному типу. Ель и сосна выступали как индивидуальные виды-доминанты, в качестве групповых доминантов рассматривались мелколиственные (два вида березы и осина) и широколиственные (дуб и липа). Выделены следующие типы биотопов: 1) Pinus silvestris (Pn), 2) Picea abies (Pc), 3) Betula pendula, B. pubescens и (или) Populus tremula (BP), 4) Quercus robur, Tilia cordata (QT), 5) все перечисленные виды деревьев выступают в качестве содоминантов (Mix), 6) Alnus glutinosa (Aln).

ЭП всех биотопов перекрывается в центральной части такового для всего бассейна (рис. 3). В некоторых случаях пересекаются экологические пространства двух биотопов: QT $\cap$ BP, Pn $\cap$ Pc, Mix $\cap$ Pc, Mix $\cap$ Pn. Разные биотопы могут сменять друг друга в результате сукцессионных процессов в совпадающих частях ЭП. Подобные замещения происходили на данной территории в прошлом после различных антропогенных воздействий. Например, биотоп BP образовался на месте QT после рубок

Рис. 3. Экологическое пространство биотопов (*А*, *Б*) и мезофитохор (*В*).

Типы биотопов: *а* — Pn, *б* — QT, *в* — BP, *г* — Mix, *д* — Pc, *е* — Aln (см. текст). Типы мезофитохор: *а* — бореальный, *б* — неморальный, *в* — смешанный. По осям ординат: *А*, *В* — pH, баллы; *Б* — доля просветов в полосе, %. По осям абсцисс: *А*, *В* — Hd, баллы; *Б* — мощность органогенного горизонта.


A
9
8
7
6
5
4
3
2
11
12
13
14
15
16
а
б
в
г
д
е
Б
100%
80
60
40
20
0
0
10
20
30
40
50
а
б
в
г
д
е
В
9
8
7
6
5
4
3
2
11
12
13
14
15
16
а
б
в

и (или) распашки. Биотоп Pn заместил Mix в результате вырубки или пожара и последующей посадки сосны, биотоп Pc формировался на месте QT, BP или Mix после посадок ели. Надо заметить, что в отличие от антропогенного природное (спонтанное) замещение биотопов требует много времени, которое соответствует жизни 1—2 поколений деревьев (100—600 лет). Возможности спонтанного замещения биотопов зависят не только от свойств экологического пространства, но в значительной степени от наличия зачатков соответствующих видов растений и вероятности их заноса.

Для выделения МЕЗФ использованы следующие эколого-ценотические группы: неморальная (Nm), нитрофильная (Nt), таежная (Br), боровая (Pn), березняковая (Be), луговая (Md). Определение долевого участия каждой группы проведено с помощью базы данных, предварительно созданной на основе ряда источников (Ниценко, 1969; Зозулин, 1973). На основе соотношения перечисленных эколого-ценотических групп выделены следующие типы МЕЗФ: I — неморальный (с преобладанием неморальных видов), II — неморально-бореальный (при сходном участии неморальных и бореальных, т. е. таежных и боровых в совокупности), III — бореальный (с преобладанием бореальных видов). В пределах бореального типа можно выделить три варианта: 1) с небольшой долей боровой группы, 2) со значительным участием этой группы, 3) со значительным участием болотных видов, которые практически отсутствуют в других типах МЕЗФ.

Сходные МЕЗФ могут формироваться в разных биотопах и экотопах; в этом случае можно считать, что сравниваемые единицы земной поверхности обладают сходными экологическими возможностями по отношению к растительности. С другой стороны, наличие однотипных МЕЗФ в разных биотопах демонстрирует сукцессивные отношения между биотопами. Следующие биотопы можно считать экологически эквивалентными: 1) QT в экотопе IIа (на известняках) и большая часть BP на всех экотопах; 2) Mix на экотопе IIв (на моренных суглинках), Pc и Mix на экотопе IIб (на глинах), 3) Pc и Pn на экотопе IIв (на моренных суглинках). Присутствие сходных МЕЗФ в разных биотопах можно рассматривать как отражение более инертного состояния травяного яруса при наличии сукцессионных процессов в древостое, поскольку соотношение эколого-ценотических групп определяется именно видовым составом нижнего яруса.

Сопоставление ЭП разных МЕЗФ (рис. 3) позволяет определить для каждого типа свое место в тех градиентах, которые более тесно связаны с положением в рельефе и характером подстилающих пород. Неморальный тип МЕЗФ занимает пространство с высокими показателями pH и средним уровнем увлажнения, притом в экотопе IIа (на известняках) неморальные МЕЗФ (рис. 1, 3) обладают своим собственным (специфическим) ЭП, в пределах которого фитохоры сохраняют свой состав и структуру, проявляя высокую степень ценотической инерционности и замкнутости. Хотя здесь имеет место внедрение ели, существенных изменений в видовом составе и структуре МЕЗФ при этом не происходит.

Возможно, что в доантропогенный период специфическое ЭП было у неморальных МЕЗФ и в других экотопах. Однако в результате резкого ослабления позиций широколиственных пород ценотическая замкнутость фитохор в экотопах на моренных суглинках и глинах снизилась, и в современном виде они не могут противостоять ни внедрению ели, ни сохранению состава нижних ярусов (травяного и мохового).

Значительное снижение мощности (до 3—10 см) горизонта A1 в отдельных биотопах QT и BP можно рассматривать как свидетельство разного рода нарушений почвенного покрова в прошлом. Однако в настоящее время не удается обнаружить четких свидетельств сукцессионных процессов в составе нижних ярусов этих биотопов, кроме некоторого снижения видовой насыщенности при низких значениях мощности гумусового горизонта.

Сосновые биотопы занимают обширное ЭП (рис. 3), но оно по большей части совпадает с пространством других биотопов. Относительно специфическое положение занимают сосновые биотопы с наиболее сухими, относительно кислыми и бедными почвами, с достаточной освещенностью (тип экотопа IIв, реже — IIб), а с другой стороны, переувлажненные и с низкими значениями pH (III тип экотопа). В первом случае можно наблюдать развитие бореальных МЕЗФ со значительным участием боровых видов. Заметим, что эта область ЭП, вероятнее всего, создана предшествующими и часто повторяющимися в прошлом пожарами. В настоящее время здесь можно наблюдать постепенное внедрение ели, в том случае если близко имеется источник семян. В III типе экотопа существование бореальных МЕЗФ определяется главным образом экологическими факторами. В тех условиях, где ЭП сосновых биотопов совпадает с ЭП других биотопов, разные варианты МЕЗФ отражают ход сукцессионных смен, являющихся результатом предшествующей хозяйственной деятельности (пожары, посадки).

Еловый биотоп также имеет свое ЭП, не совпадающее с ЭП других биотопов. Оно соответствует слабо дренированным участкам 2—3-й террасы р. Оки и 2-й террасы и водоразделов р. Таденки с близким уровнем грунтовых вод и выраженными процессами оглеения. Здесь доминирование ели обусловлено экологическими причинами; однако на всей остальной части ЭП преобладание этого вида есть результат сукцессионных процессов, связанных, как правило, с посадками ели. Внедрение ели ведет к окончательному вытеснению более светолюбивого дуба из его биотопов, поэтому в неморальных и смешанных биотопах только липа может противостоять внедрению ели.

Гетерогенность в структуре мезофитохор

Структура МЕЗФ может быть представлена с помощью свойственного им набора МИКФ (табл. 5).

Лесные МЕЗФ в большинстве случаев оказываются комплексными, при этом степень их гетерогенности различна. Наибольшей однородностью характеризуются неморальные МЕЗФ с доминированием широколиственных или мелколиственных пород. Сходство их состава и структуры — несомненное свидетельство сукцессионных связей между ними. Наиболее гетерогенна растительность неморально-бореальных МЕЗФ, где могут рядом существовать МИКФ 4—5 типов. В этих МЕЗФ можно

ТАБЛИЦА 5

Набор МИКФ в составе разных МЕЗФ для некоторых типов экотопа

Экотоп	Биотоп	Тип МЕЗФ	Тип МИКФ							
			1а	1б	1в	1г	2а	2б	2в	3
IIа	QT	Неморальный	+							
IIа	BP	»	+	+						
IIа	Mix	»	+	+		+				
IIб	BP	»	+							
IIб	Mix1	»		+	+					
IIб	Mix2	Неморально-бореальный	+	+			+			
IIб	Mix3	То же	+		+		+		+	
IIб	Pc	»	+	+			+			
IIв	BP	»	+							
IIв	Mix	»	+		+	+	+			
IIв	Pn1	Бореальный					+	+		+
IIв	Pn2	Неморально-бореальный	+		+		+		+	
IIв	Pc	Бореальный			+		+			+

ТАБЛИЦА 6

Видовая насыщенность (на пл. 5 × 5 м) и соотношение эколого-ценотических групп (%) в разных экотопах и биотопах

Экотоп	Биотоп	Среднее число видов	Nm	Nt	Br	Pn	Be	Md
Известняки	QT	26.9	63.2	10.6	9.0	0.3	10.7	2.9
»	BP	28.9	62.3	9.5	13.4	0.44	11.6	11.6
Глины	BP	20.1	58.1	9.5	15.1	0.95	9.6	
Моренные суглинки	BP	20.0	62.2	1.6	18.2	1.2	14.3	1.3
Глины	Mix	24.2	43.8	3.1	26.0	8.5	12.9	1.5
»	Pc	29.4	35.0	11.1	24.4	11.7	11.9	1.9
Моренные суглинки	Mix	19.3	39.0	0.6	40.5	6.8	12.2	—
То же	Pc	13.8	28.4	1.1	52.3	11.8	8.1	0.5
»	Pn	18.1	24.9	0.9	30.6	20.8	15.1	5.0

Примечание. Группы видов: Nm — неморальная, Nt — нитрофильная, Br — таежная, Pn — боровая, Be — березняковая, Md — луговая.

наблюдать различное пространственное соотношение и сложный рисунок размещения разных типов МИКФ.

Основная причина гетерогенности МЕЗФ состоит в разнообразии микросайтов, возникающих в результате фитогенных (вывалы) или зоогенных нарушений (кротовины) в совокупности с разной средообразующей ролью хвойных и лиственных видов деревьев (влияние на химический состав и физические свойства почвы и подстилки).

Видовое разнообразие растительности разных биотопов

Величина видовой насыщенности (число видов растений на площадку) варьирует в широких пределах (табл. 6), притом максимальные показатели отмечены, с одной стороны, в экотопе IIа (на известняках) в биотопе BP, для которого характерна МЕЗФ неморального типа, а с другой стороны, в экотопе IIб (на глинах) в биотопе Pc (старые посадки) с МЕЗФ неморально-бореального типа.

В биотопе BP относительно высокая видовая насыщенность достигается при относительной однородности растительности (табл. 5) благодаря тому, что сочетание экологических факторов создает меньше ограничений для большинства видов растений (средний уровень увлажнения, высокие и средние значения pH, мощный гумусовый горизонт). В этих условиях даже относительно низкая освещенность не препятствует поддержанию высокой видовой насыщенности. В этом случае реализуется механизм минимизации ограничений; этот же механизм лежит в основе отрицательной связи между видовой насыщенностью и долей бореальных видов в составе МЕЗФ (табл. 6).

МЕЗФ неморально-бореального типа на глинах характеризуются значительной гетерогенностью (табл. 5) в сочетании с благоприятными условиями существования (высокая трофность, средний уровень увлажнения и pH почвы). В этой ситуации помимо первого реализуется и второй механизм поддержания высокого разнообразия — гетерогенность среды, обеспеченная как свойствами экотопа, так и его биотопическим преобразованием.

Выводы

Использование системы разномасштабных единиц по отношению к земной поверхности и растительному покрову в сочетании с анализом их экологического пространства позволяет вскрыть причины дифференциации видового разнообразия.

Любая единица как земной поверхности, так и растительности характеризуется определенным экологическим пространством факторов, среди которых наиболее значимыми для лесной растительности служат увлажнение и кислотность почвы, ее богатство, а также освещенность.

Экологическое пространство разных единиц может совпадать в той или иной степени; разные фитохоры в совпадающей части экологического пространства взаимосвязаны сукцессионными процессами.

Территориальные единицы земной поверхности, занимающие сходное экологическое пространство, являются эквипотенциальными в отношении растительности.

Современные экотопы и соответствующая им растительность даже на заповедной территории сильно преобразованы предшествующей антропогенной деятельностью. Ее последствиями являются изменения свойств биотопов (например, мощности органогенного горизонта), замена одних биотопов на другие (выборочные рубки, посадки сосны и ели) и сокращение видовой насыщенности.

Свою искреннюю благодарность я приношу О. Г. Баринову, М. А. Бариновой, С. Л. Быховцу, Н. Кузнецовой, Е. Чураковой за участие в сборе материалов; Л. Г. Ханиной и Е. М. Глуховой (Пущинский научный биологический центр) за помощь на этапе создания баз данных и систем их обработки; Л. В. Денисовой и С. В. Никитиной (ВНИИприрода), а также администрации Приокско-Террасного заповедника за внимание и поддержку; В. Г. Онипченко за возможность использования некоторых литературных источников, а также программного обеспечения при обработке материалов.

Работа выполнена при финансовой поддержке ГКНТП «Биологическое разнообразие» и Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аненская Г. Н., Видина А. А., Жучкова В. К. и др. Морфологическая структура географического ландшафта // Ландшафтоведение. 1963. Вып. 2. С. 5—28.

Восточноевропейские широколиственные леса / Под ред. О. В. Смирновой. М., 1994. 364 с.

Заугольнова Л. Б., Ханина Л. Г., Комаров А. С. и др. Информационно-аналитическая система для оценки сукцессионного состояния лесных сообществ. Пущино, 1995. 51 с.

Зозулин Г. М. Исторические свиты растительности европейской части СССР // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 8. С. 1081—1092.

Ипатов В. С. Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1380—1388.

Катенин А. Е. Классификация неоднородных территориальных единиц растительного покрова на примере растительности тундровой зоны // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 186—197.

Коротков В. Н. Новая парадигма в лесной экологии // Биол. науки. 1991. № 8. С. 7—20.

Ландшафтно-геохимические основы фонового мониторинга природной среды / Под ред. М. А. Глазовской. М., 1989. 264 с.

Ниценко А. А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 7. С. 1002—1014.

Соломещ А. И. Теоретические аспекты эколого-флористической классификации растительности (на примере системы высших единиц растительности России): Дис. ... д-ра биол. наук. М., 1994. 552 с.

Сочава В. Б. Классификация растительности как иерархия динамических систем // Геоботаническое картографирование. Л., 1972. С. 3—18.

Сукачев В. Н. Растительные сообщества (введение в фитоценологию). Л.; М., 1928. 232 с.

Уланова Н. Г. Математические методы в геоботанике. М., 1995. 109 с.

Фридланд В. М. Почвы Приокско-Террасного заповедника // Тр. Почвен. ин-та им. Докучаева. 1955. Т. 45. С. 136—190.

Холод С. С. Классификация фитокатен горных склонов // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 9. С. 1239—1249.

Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. 196 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 990 с.

Ярошенко П. Д. К изучению горизонтального расчленения растительного покрова // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 3. С. 381—387.

Collins S. L., Glenn S. M., Roberts D. W. The hierarchical continuum concept // J. Veg. Sci. 1993. Vol. 4. N 2. P. 149—156.

Gillet F., Gallandat J.-D. Integrated synusial phytosociology: some notes on a new, multiscalar approach to vegetation analysis // J. Veg. Sci. 1996. Vol. 7. N 1. P. 13—18.

Korotkov K. O., Morozova O. V., Belanovskaja E. A. The USSR vegetation syntaxa prodromus. M., 1991. 346 p.

Maarel E. van der. Pattern and process in plant community: fifty years after A. S. Watt // J. Veg. Sci. 1996. Vol. 7. N 1. P. 19—28.

Oksanen J., Tonteri T. Rate of compositional turnover along gradients and total gradient length // J. Veg. Sci. 1995. Vol. 6. N 6. P. 815—824.

Roberts D. W. Ordination on the basis of fuzzy set theory // Vegetatio. 1986. Vol. 66. N 3. P. 123—131.

The mosaic-cycle concept of ecosystem / Ed. by H. Remmert. Berlin; Heidelberg; New York, 1991. 168 p.

Wildi O., Orloci L. Numerical exploration of community patterns. Amsterdam, 1996. 178 p.

Центр по проблемам экологии
и продуктивности лесов РАН
Москва
E-mail: luda@cepl.rssi.ru

Получено 12 II 1998

SUMMARY

The multiscaled spatial approach and analysis of ecological space are used to investigate the differentiation of vegetation in coniferous-broad-leaved forests (in this case, the Prioksko-Terrasnyji Reserve on the Russian Plain). Several spatial land units are defined: microsite, biotope, ecotope and small river basin (catena). Each unit is characterized by the environmental gradients (soil humidity, pH of soil, width of humus or peat layer and lighting), in combination these comprise an ecological space of the unit. Some multiscaled vegetation units (micro-, meso-, macrophytohores) and their correlation with land units are also considered. The types of microphytohores are determined using constant species of vascular plants and the types of mesophytohores using correlation of ecological-phytocoenotic groups of species. Each vegetation unit is characterized by its ecological space with measured gradients. The different vegetation patterns in coinciding parts of an ecological space can replace each other as successive variants. If a vegetation unit occupies its own (specific) ecological space, its existence is more stable and primarily determined by environmental gradients. The comparison of an ecological space ecotope and vegetation patterns allow us to define potentially equal ecotopes. It is possible to find the parts of ecological space, where phytochores relate as succession ones or are determined by environmental factors. Analysis of numerous of species in different biotopes and ecotopes indicates mechanisms of high species diversity.

СООБЩЕНИЯ

УДК 561 : 582.894.2 : 551.782.13 (47-12)

© **А. Г. Штефырца, А. Г. Негру**

ПЕРВАЯ НАХОДКА РОДА *MASTIXIA* (*MASTIXIACEAE*) В РАННЕМ САРМАТЕ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

A. G. STEPHYRTZA, A. G. NEGRU. FIRST RECORD OF THE GENUS *MASTIXIA* (*MASTIXIACEAE*) IN THE EARLY SARMAT OF SOUTH-EASTERN EUROPE

Приведены данные по современным и ископаемым представителям рода *Mastixia*, дано описание новой находки остатка листа вида *M. microphylla* в раннем сармате Бурсука в Молдове, отмечено сходство *M. microphylla* с современным видом *M. trichotoma* var. *korthalsiana* с о-ва Суматра.

Ключевые слова: новая находка, *Mastixia*, Европа, сармат.

Род *Mastixia* Blume — это эндемичный таксон для Индо-Малезийского флористического подцарства Палеотрописа. Он включает в себя 13 видов (Тахтаджян, 1987: 215), распространенных в пределах 70—160° в. д. и 10° ю. ш.—27° с. ш. Все виды — вечнозеленые деревья, как правило, средних размеров (иногда и гигантские деревья около 60 м выс.). Являясь типичным элементом для пояса с субтропическим климатом, представители рода *Mastixia* часто выступают в роли субдоминантов (иногда и доминантов) различных фитоценозов экваториальных влажных вечнозеленых лесов.

В ископаемом состоянии род широко известен по остаткам эндокарпов и отмечался в эоценово-миоценовой флоре Европы (Kirchheimer, 1938, 1957; Szafer, 1961; Mai, 1964, 1970), откуда описаны более 10 видов. В эоценовых мастиксиевых флорах известны *Mastixia cantiensis* E. Reid et M. Chandl., *M. grandis* E. Reid et M. Chandl., *M. parva* E. Reid et M. Chandl., *M. meyeri* Kirchh., *Mastixia* sp. indet., а в миоценовых — *Mastixia amygdalaeformis* Kirchh., *M. lusatica* Mai, *M. menzelii* Kirchh., *M. thomsonii* Mai, *Mastixia* sp. 1, *Mastixia* sp. 2. Для олигоцена известен только *Mastixia boveyana* E. Reid et M. Chandl. из Бови Треси.

По отпечаткам листьев данный род впервые изображен и описан из сармата Абхазии под названием *Mastixia microphylla* Kolak. В коллекции флоры из раннего сармата Бурсука (Молдавия) среди отпечатков (а их около 2 тыс.) нам удалось определить и описать остаток листа, который мы относим к этому виду. Находка этого рода является новой для раннесарматской флоры юго-восточной Европы и исключительно интересной, поскольку этот род — один из главных элементов мастиксиевых флор наряду с такими, как *Bumelia, Cedrela, Dioscorea, Ilex, Chamaerops, Sapindus, Sterculia, Symplocos*, также встречающихся во флоре Бурсука.

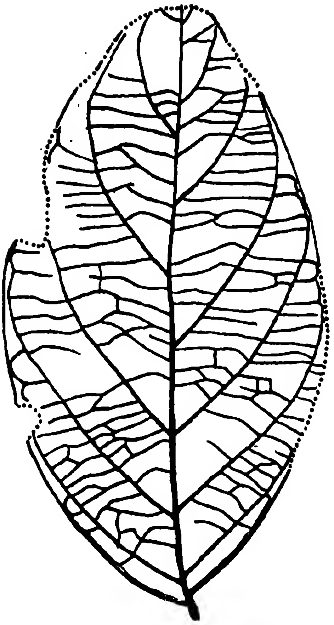
Ниже приводится описание вида.

Mastixiaceae

Mastixia microphylla Kolak

(см. рисунок; см. таблицу-вклейку, *1*, *3*)

M. microphylla Kolak. 1976 в Колаковский, Шакрыл, Сарматские флоры Абхазии: 131, табл. 16, рис. 2. — Negru A. şi al. 1993. Elemente floristice noi pentru sarmatianul inferior a R. Moldova: 125 «minima». — *Frangula rhamnoides* (Rossm.) Stephyrtza,



Mastixia microphylla, ранний сармат, Бурсук (рис. А. Г. Штефырцы).

1987. Дополнение к раннесарматской флоре Бурсука: 1199, quoad nom. sine basionymum, рис. 4, табл. 1, 4, 5.

Тип: отпечаток листа на образце МБ-I-521 из сармата Абхазии, описанный и изображенный в работе А. А. Колаковского и А. К. Шакрыла (1976).

Исследованные экземпляры: обр. 653, кол. № 1, Бурсук, нижний сармат.

Эллиптический лист около 7 см дл. (сохранилось 6 см дл.) и 3 см шир.; наибольшая ширина около середины листа (см. рисунок). Основание округло-клиновидное, слегка асимметричное. Верхушка суживается симметрично основанию, кончик не сохранился. Край цельный. Главная жилка слегка изогнутая в основании, около 1 мм толщины, постепенно утончающаяся к верхушке. Вторичные жилки в числе 6 пар, примерно в два раза тоньше главной, отходят от нее под углом 40—59° как в основании, так и в верхушке листа, через крупные интервалы, которые к верхушке заметно больше, чем в нижней половине листа; у края заметно утончаются и дуговидно загибаются, заканчиваясь рядом мелких петель, а в верхней трети листа заканчиваются дугой, идущей вдоль края листа. Вдоль края основания идут тонкие жилки, которые также петлевидно соединяются с нижней парой вторичных. Третичные жилки довольно тонкие, частые, по 6—8 на 1 см, прямые или слегка изогнутые; они в этом случае отходят от нижней вторичной жилки почти под углом 70—89° и присоединяются к верхней вторичной жилке под углом 50—60°. От третичных жилок почти перпендикулярно отходят тонкие короткие жилки 4-го порядка, которые вместе с еще более тонкими жилками 5-го порядка образуют мелкие ячейки (см. таблицу-вклейку, *3*). Сохранилась часть черешка 0.2 мм толщ.

Описываемый остаток по форме листа и деталям жилкования обнаруживает полное сходство с типом вида, отличаясь от него лишь чуть бóльшими размерами. Колаковский (Колаковский, Шакрыл, 1976) сравнивает вид из Абхазии с листьями современного *M. clarkeana* King, однако, судя по материалам Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, голотип и лист из Бурсука обнаруживают большее сходство с *M. trichotoma* Blume var. *korthalsiana* (Wangerin) Danser, которая представляет собой крупное дерево, произрастающее на о-ве Суматра в девственном лесу на высоте 1700 м над ур. м. (Sumatra, Tandjong Ning, H. O. Forbes, 1880, № 2744) (см. таблицу-вклейку, *2*, *4*).

Ранее (Штефырца, 1987) этот образец был ошибочно идентифицирован с отпечатком из эоцена Старое Седло, описанным E. Rossmässler (1840) под названием *Phyllites rhamnoides* Rossm. Однако последний отличается от листа из Бурсука более многочисленными (не менее 9 пар) вторичными жилками, расположенными через равные интервалы, и более редкими третичными жилками, перпендикулярными к вторичным. Позже он был переопределен как *Trigonobalanopsis rhamnoides* (Rossm.) Kvaček et Walther (Kvaček, Walther, 1988).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Колаковский А. А., Шакрыл А. К. Сарматские флоры Абхазии // Тр. Сухум. бот. сада. 1976. Т. 22. С. 98—143.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Штефырца А. Г. Дополнение к раннесарматской флоре Бурсука (Молдавия) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 9. С. 1193—1202.

Kirchheimer F. Beitrage zur naheren Kenntnis der Mastixioideen-Flora des deutschen Mittel-bis Oberoligozans // Beih. Bot. Centralbl. Abt. B. 1938. Bd 58. P. 303—375.

Kirchheimer F. Die Laubgewasche der Braunkohlenzeit. Halle, 1957. 657 S.

Kvaček Z., Walther H. Revision der mitteleuropäischen tertiären Fagaceen nach blattepidermalen Charakteristiken. Teil II. *Castanopsis* (D. Don) Spach, *Trigonobalanus* Forman, *Trigonobalanopsis* Kvaček et Walther // Feddes Repert. 1988. Bd 99. S. 395—418.

Mai D. Die Mastixioideen-Flora im Tertiar der Oberlausitz. Berlin, 1964. 192 S. (Palaont. Abt. B. T. 2. H. 1).

Mai D. Die Gattungen *Gironniera, Sarcococa, Illicium, Erodia, Ilex, Mastixia, Alangium, Symplocos* und *Rehderodendron* // Palaeontolog. Abh. 1970. Abh. B. Bd 3. H. 3/4. P. 462—470.

Negru A., Stefârtă A., Cantemir V. Elemente floristice noi pentru sarmatianul inferior a R. Moldova // Congresul XVIII al Academiei Româno-Americane de Stiinte şi Arte. Chişinău. 1993. 3. P. 125.

Rossmässler E. Die Versteinerungen des Braunkohlensandsteines aus der Gegend von Altsattel in Böhmen. Dresden, 1840. 42 p.

Szafer W. Miocenska flora ze Starych Glivic na Slasku // Prace Inst. geol. Warszawa. 1961. T. 33. 195 p.

Ботанический институт
АН Республики Молдова
Кишинев

Получено 30 IX 1998

SUMMARY

Data on the extant and fossil representatives of the genus *Mastixia* are presented and description of the new record of *M. microphylla* Kolak. leaf remain is given. A similarity of *M. microphylla* in the Early Sarmatian from Bursuk in Moldova with the extant species *M. trichotoma* Blume var. *korthalsiana* (Wangerin) Danser from Sumatra Island is noted.

УДК 582.33(285.3)(470.21) Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 8

© Н. А. Константинова

ПЕЧЕНОЧНИКИ БОЛОТ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ (северо-запад России)

N. A. KONSTANTINOVA. MIRE LIVERWORTS OF THE MURMANSK REGION (NORTH-WEST OF RUSSIA)

Для 93 видов печеночников, найденных на болотах Мурманской обл., указаны частота встречаемости, приуроченность к экотопу, нахождение на охраняемых территориях. Даны оценка богатства флоры, сравнение ее с флорами болот других регионов, таксономический и географический анализы флоры. Обсуждается роль печеночников в растительном покрове болот.

Ключевые слова: флора, печеночники, болота, экология, географические элементы флоры, редкие виды, Мурманская обл.

Болота — переувлажненные экосистемы, характеризующиеся процессом торфообразования (Боч, 1989а), широко распространены на севере Голарктики. Болота издавна привлекают к себе внимание исследователей, и их флоре всегда уделялось довольно большое внимание. Однако группа печеночников часто оставалась недоучтенной, несмотря на то что они — обычный компонент болотных ценозов. Основные причины этого следующие: 1) мелкие и очень мелкие размеры растений, чем объясняется пропуск видов при сборе и определении; 2) обычно небольшая роль в растительном покрове; 3) трудность определения видов этой группы, требующего специальных знаний, большого опыта и значительных затрат времени, так как в большинстве случаев необходимо изучение образца под микроскопом; 4) крайне ограниченное число специалистов, грамотно определяющих печеночники. Многие болотоведы-геоботаники обычно достаточно хорошо знают листостебельные мхи, встречающиеся на болотах, но определять печеночники чаще всего не берутся, ограничиваясь упоминанием нескольких наиболее обычных видов. Обычно печеночники нередки на болотах, а таксономическое разнообразие их в некоторых болотных ценозах достаточно велико. Как и в большинстве других типов растительности, они редко оказываются доминантами в растительных сообществах болот, встречаясь чаще отдельными стебельками или пучками в куртинах мхов или образуя небольшие пятна на засыхающих кочках, в небольших углублениях по бокам кочек, по краю мочажин и в мочажинах и т. д., т. е. в местах, мало подходящих для жизни других растений.

Цель настоящей статьи — обратить внимание болотоведов на эти мелкие растения и показать, насколько велико их разнообразие в болотных сообществах.

Материалы и методы

Материалом для статьи послужило изучение около 400 образцов печеночников, собранных мною на болотах преимущественно в западных, центральных и южных районах Мурманской обл. Учтены были и все другие образцы из гербария Полярно-альпийского ботанического сада КНЦ РАН (KPABG) — в основном сборы Р. Н. Шлякова. Часть первичных определений сделана в поле. Из-за трудностей работы в полевых условиях лишь очень небольшая часть образцов была определена в живом состоянии, т. е. с масляными тельцами. Это некоторые виды родов *Calypogeia, Lophosia* (в частности, *L. ventricosa, L. confertifolia*), *Riccardia* (*R. latifrons*). В ходе изучения флоры делались описания болот. Всего было описано около 170 сообществ, более или менее полно отражающих все разнообразие болотных ценозов области.

Этикеточные данные всех образцов, собранных на болотах, были внесены в разработанную нами (Константинова, Савченко, 1997) компьютерную базу данных. Применение оригинальной автоматизированной базы позволило быстро и всесторонне проанализировать имеющийся материал.

Краткая характеристика природных условий и растительности

Мурманская обл. (145 000 км^2) расположена на северо-западе России. Рельеф западной части области (до меридиана реки Вороньей) средне- и низкогорный со значительными амплитудами высот. Срединное положение занимает полоса средневысотных сильно расчлененных глыбовых горных массивов, вытянутых на юго-восток от границы с Финляндией до озера Ловозеро, — Сариселян-тунтури, Сальные тундры, Чуна-, Монче- и Волчьи тундры, плосковерхие массивы Хибинских и Ловозерских гор. В Хибинах находится высшая точка области гора Часначорр (1191 м над ур. м.). В восточной части области рельеф более однообразный — плоский равнинный или увалистый. В северо-западной части Кольского п-ова, за полосой Лотто-Туломских низин поднимаются низкие глыбовые горы. Северная полоса возвышенностей заканчивается на Кольском п-ове плоской грядой Кейв. В геологическом отношении Мурманская обл. представляет собой северо-восточную часть Балтийского кристаллического щита. Здесь наиболее широко развиты сильно метаморфизованные породы архея и протерозоя; подчиненно присутствуют интрузивные породы и осадочно-вулканогенные слабо измененные образования палеозоя. Почти повсеместно эти комплексы перекрыты тонким покровом рыхлых отложений четвертичной системы. Мурманская морена в основном представляет собой продукт разрушения кислых пород и сильно обогащена кварцем.

Рассматриваемая территория находится в Атлантико-Арктической зоне умеренного климата с преобладанием теплых воздушных потоков с Северной Атлантики и холодных — из Атлантического сектора Арктики. Близость теплого течения Гольфстрим обусловливает здесь аномально высокие зимние температуры воздуха, а большие температурные различия Баренцева моря и материка в летние и зимние месяцы — большую изменчивость температуры при смене направлений ветра. Область полностью относится к району избыточного увлажнения. Годовое количество осадков достигает 1000 мм и более в горах, 600—700 мм на Мурманском побережье и 500—600 мм в остальных районах. Наибольшее количество осадков выпадает в летние и осенние месяцы, наименьшее — в весенние.

Территория области расположена в 2 зонах: таежной (80 % территории Мурманской обл. расположено в подзоне северной тайги) и тундровой (20 % — в подзоне южных тундр) (Чернов, 1953). Растительный покров представлен 3 основными типами: тундрами, лесами (включая лесотундру) и болотами. Незначительные площади занимают также луга и горные арктические пустыни. Леса и тундры в Мурманской обл. представлены двумя ландшафтными единицами — горными и равнинными.

Болотами занято около 40 % площади Мурманской обл. (Чернов, 1953), но по территории они распространены неравномерно. Западная гористая часть области является наименее болотистой. Болота в ней располагаются узкими лентами по логам, долинам рек и ручьев и вокруг озер; реже они встречаются по склонам и на плоских вершинах гор. Наиболее болотистым является юго-восток области. Здесь болота образуют крупные массивы, среди которых невысокие моренные гряды и холмы заняты лесными островками. Местами болота перемежаются с большими площадями лесов; в последних всегда бывают мелкие участки болот.

Подавляющее большинство болот являются комплексными. Наиболее часты из них аапа и аапа-бугристые. Нередки в области также кустарничково-сфагновые и осоковые, а на востоке — бугристые болота. Особенностью торфяных залежей Мурманской обл. является их сильная каменистость (Боч, 1989б), причем нередко камни выступают на поверхность, создавая подходящие условия для произрастания целого ряда монтанных и арктомонтанных печеночников. В горах (при основании склонов, в межгорных котловинах) встречаются нередко небольшие по площади ключевые болотца, отличающиеся довольно богатой флорой.

Видовой состав флоры печеночников болот и ее таксономический анализ

В приведенном далее списке печеночников болот Мурманской обл. для каждого вида указаны его встречаемость (u — единично, единственное местонахождение; r — редко, 1—5 местонахождений; s — спорадически, 6—15; с — более или менее обычно, более 16), верность экотопу (I — случайные для болот виды; II — индифферентные виды; III — эвритопные и гемиэвритопные виды, не чуждающиеся и болот; IV — виды, предпочитающие болота; V — виды, встречающиеся почти исключительно на болотах), нахождение на охраняемых территориях (KR — Кандалакшский государственный заповедник, BG — заповедная территория Полярно-альпийского ботанического сада). Верхними индексами отмечены виды, внесенные в Красные книги: [1] — Мурманской обл. (Редкие..., 1990), [2] — Финляндии (Rassi, Vaisanen, 1987), [3] — Швеции (Databanken..., 1991), [4] — мохообразные Европы (Red Data Book..., 1995).

Haplomitriaceae Dedecek. *Haplomitrium hookeri* (Sm.) Nees[1,2,3,4] — u, II, KR.

Pelliaceae Klinggr. *Pellia endiviifolia* (Dicks.) Dum. — u, V, KR; *P. epiphylla* (L.) Corda — r, II, KR; *P. neesiana* (Gott.) Limpr. — s, III, KR.

Pallaviciniaceae Migula. *Moerckia hibernica* (Hook.) Gott. — s, V, KR.

Aneuraceae Klinggr. *Aneura pinguis* (L.) Dum. — c, IV, KR; *Cryptothallus mirabilis* Malmb.[2,3] — u, IV; *Riccardia chamaedryfolia* (With.) Grolle[1] — s, V, KR; *R. latifrons* (Lindb.) Lindb. — c, IV, KR; *R. palmata* (Hedw.) Carruth. — u, V, KR.

Trichocoleaceae Nakai. *Blepharostoma trichophyllum* (L.) Dum. — s, II, KR.

Antheliaceae Schust. *Anthelia juratzkana* (Limpr.) Trev. — r, I.

Ptilidiaceae Klinggr. *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe — s, III, KR; *P. pulcherrimum* (G. Web.) Vain. — r, II, KR.

Lepidoziaceae Limpr. *Kurzia pauciflora* (Dicks.) Grolle — s, V, KR; *Lepidozia reptans* (L.) Dum. — r, II, KR.

Calypogeiaceae (K. Muell.) H. Arnell. *Calypogeia integristipula* Steph. — s, III, KR, BG; *C. muelleriana* (Schiffn.) K. Muell. — s, III, KR; *C. neesiana* (C. Mass. et Carest.) K. Muell. — s, III, KR, BG; *C. sphagnicola* (H. Arnell et J. Perss.) Warnst. — c, V, KR.

Cephaloziaceae Migula. *Cephalozia ambigua* C. Mass. — r, I, KR; *C. bicuspidata* (L.) Dum. — c, III, KR, BG; *C. connivens* (Dicks.) Lindb.[1] — r, V, KR, BG; *C. leucantha* Spruce — c, IV, KR, BG; *C. loitlesbergeri* Schiffn. — s, V, KR; *C. lunulifolia* (Dum.) Dum. — c, III, KR, BG; *C. pleniceps* (Aust.) Lindb. — c, III, KR, BG; *Cladopodiella fluitans* (Nees) Buch — c, IV, KR; *Odontoschisma elongatum* (Lindb.) Evans — c, III, KR, BG; *Pleurocladula albescens* (Hook.) Grolle — r, I.

Cephaloziellaceae Douin. *Cephaloziella divaricata* (Sm.) Schiffn. — r, II, KR; *C. elachista* (Jack ex Gott. et Rabenh.) Schiffn.[1] — r, V, KR; *C. hampeana* (Nees) Schiffn. — s, IV, KR; *C. rubella* (Nees) Warnst. — r, II; *C. subdentata* Warnst. — r, IV, KR; *C. uncinata* Schust.[1] — r , II, KR.

Jungermanniaceae Reich. *Jungermannia eucordifolia* Schljak. — u, I; *J. pumila* With. — u, I; *Liochlaena lanceolata* Nees — r, II, KR; *Mylia anomala* (Hook.) S. Gray — c, V, KR; *M. taylori* (Hook.) S. Gray — u, I; *Nardia geoscyphus* (De Not.) Lindb. — u, I; *Solenostoma confertissimum* (Nees) Schljak. — u, I; *S. pusillum* (C. Jens.) Steph. — u, I; *S. sphaerocarpum* (Hook.) Steph. — r, II.

Lophoziaceae Cavers. *Barbilophozia hatcheri* (Evans) Loeske — r, II, KR; *B. lycopodioides* (Wallr.) Loeske — r, II; *Gymnocolea inflata* (Huds.) Dum. — c, IV, KR; *Isopaches bicrenatus* (Schmid. ex Hoffm.) Buch — u, I; *Leiocolea alpestris* (F. Web.) Isov. — r, IV; *L. bantriensis* (Hook.) Joerg.[2] — r, IV, KR; *L. gillmanii* (Aust.) Evans — s, IV, KR; *L. heterocolpos* (Thed. ex Hartm.) Buch — s, III, KR; *L. rutheana* (Limpr.) K. Muell. — s, V, KR; *Lophozia confertifolia* Schiffn. — c, III, KR; *L. longidens* (Lindb.) Macoun — r, II, KR; *L. longiflora* (Nees) Schiffn.[2] — c, III, KR; *L. major*

(C. Jens.) Schljak. — u, I; *L. sudetica* (Nees ex Hueb.) Grolle — r, I; *L. ventricosa* (Dicks.) Dum. — s, II, KR; *L. wenzelii* (Nees) Steph. — r, IV, KR; *Obtusifolium obtusum* (Lindb.) S. Arnell — r, II; *Orthocaulis atlanticus* (Kaal.) Buch — r, I, KR; *O. attenuatus* (Mart.) Evans — r, II, KR; *O. binsteadii* (Kaal.) Buch — r, II, KR; *O. kunzeanus* (Hueb.) Buch — c, IV, KR; *O. quadrilobus* (Lindb.) Buch — r, IV; *Saccobasis polita* (Nees) Buch — c, IV, KR; *S. polymorpha* (Schust.) Schljak. — r, II; *Schistochilopsis grandiretis* (Lindb. ex Kaal.) Konst. — s, IV, KR; *S. incisa* (Schrad.) Konst. — s, III, KR; *S. laxa* (Lindb.) Konst.[1,2,3] — s, V, KR; *Sphenolobus minutus* (Schreb.) Berggr. — r, II, KR; *Tetralophozia setiformis* (Ehrh.) Schljak. — r, I; *Tritomaria quinquedentata* (Huds.) Buch — s, III, KR.

Scapaniaceae Migula. *Diplophyllum taxifolium* (Wahlenb.) Dum. — r, I; *Scapania hyperborea* Joerg. — c, IV, KR; *S. irrigua* (Nees) Nees — c, IV, KR; *S. kaurinii* Ryan — u, II; *S. paludicola* Loeske et K. Muell. — c, IV, KR; *S. paludosa* (K. Muell.) K. Muell. — s, II; *S. scandica* (H. Arnell et Buch) Macv. — r, I; *S. tundrae* (Arnell) Buch — r, V; *S. uliginosa* (Lindenb.) Dum. — s, III.

Plagiochilaceae Joerg. *Plagiochila porelloides* (Torrey ex Nees) Lindenb. — r, II, KR.

Geocalycaceae Klinggr. *Chiloscyphus pallescens* (Ehrh. ex Hoffm.) Dum. — u, II, KR, BG; *C. polyanthos* (L.) Corda — u, II, KR; *Geocalyx graveolens* (Schrad.) Nees — s, II, KR; *Harpanthus flotovianus* (Nees) Nees — c, IV, KR, BG; *Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dum. — r, II, KR.

Marchantiaceae Bisch. *Conocephalum conicum* (L.) Und. — r, II; *Marchantia alpestris* (Nees) Burgeff — s, III, KR; *Preissia quadrata* (Scop.) Nees — s, II, KR.

Таким образом, всего на болотах Мурманской обл. зарегистрировано 93 вида печеночников, т. е. почти половина (49.7 %) печеночников области. Очевидно, что флора печеночников болот Мурманской обл. может считаться богатой. Для сравнения, флора листостебельных мхов болот северо-запада России составляет только 30 %, а тундровой зоны России — 27 % флор мхов этих регионов (Боч, 1986). Для болот других регионов число видов печеночников намного меньше. Так, для континентальной части западной Канады приводится всего 25 видов печеночников (Vitt, Belland, 1995), примерно столько же (20—30 видов), по предположению Л. В. Бардунова (1992), встречается на болотах Сибири; во флоре болот Ленинградской, Псковской областей и Эстонии насчитывается 27 видов (Жукова, Кузьмина, 1983). Из 25 видов, зарегистрированных на болотах западной Канады (Vitt, Belland, 1995), только 3 не отмечены на болотах Мурманской обл., это — *Anastrophyllum michauxii*[1] — вид, редкий в Европе и избегающий океанических районов (Schuster, 1969), а также *Cephalozia macrostachya* и *Lophocolea bidentata*, распространенные в целом значительно южнее. Из 27 видов, выявленных на болотах Псковской и Ленинградской областей (Жукова, Кузьмина, 1983), в нашем регионе не найдены 3 вида, имеющих более южное распространение (*Cephalozia macounii, Lophocolea cuspidata, Trichocolea tomentella*) и 3 вида, в Мурманской обл. нередких, но приуроченных к другим местообитаниям (*Barbilophozia barbata, Blasia pusilla, Scapania undulata*[2]). Эти примеры говорят о значительной общности флор печеночников болот в пределах Циркумбореальной флористической области и об очень большом богатстве флоры печеночников болот Мурманской обл. Последнее объясняется несколькими причинами. Во-первых, разнообразием природных условий. Наряду с типичными таежными здесь представлены также гипоарктические и арктические варианты болот. Во-вторых, субокеанический климат способствует развитию болотной растительности. Как следствие, огромные площади заняты болотами. И в-третьих, значительно лучшей

---

[1] Названия видов печеночников даются по «Списку печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР» (Константинова и др., 1992).

[2] А. Л. Жуковой и Е. О. Кузьминой (1983) в список были включены и виды, собранные по «окраинам лесов, примыкающим к территории заболачивания», а также по берегам озер, чем и объясняется наличие в списке таких видов, как *Blasia pusilla, Barbilophozia barbata, Scapania undulata*.

Основные семейства печеночников флоры болот (без учета случайных видов) и некоторых локальных флор Мурманской обл.

Семейства	Сравниваемые флоры печеночников									
	болота Мурманской области		острова и побережья Белого моря		Мурманская область в целом		Ловозерские горы		Хибинские горы	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
Lophoziaceae	1	32.3	1	36.4	1	28.6	1	29.7	1	31.8
Scapaniaceae	3	9.0	2	11	2	15.7	2	14.1	2	14.1
Cephaloziaceae	2	10.3	3	9	4	7.0	4	10.7	4	9.6
Jungermanniaceae	8—10	3.9	4	8	3	10.8	3	12.4	3	11.1
Gymnomitriaceae	—	—	—	—	5	6.5	5	7.4	5	7.4
Cephaloziellaceae	4	8.0	5	7.3	6	5.4	6—7	4.1	7	3.7
Geocalycaceae	5—6	6.4	6	6.4	7—8	3.4	6—7	4.1	6	4.4
Calypogeiaceae	7	5.2	7—8	3.6	9—10	2.2	8	3.3	8—11	2.9
Aneuraceae	5—6	6.4	7—8	3.6	7—8	3.4	10—13	1.6	8—11	2.9
Marchantiaceae	8—10	3.8	9—10	2.7	9—10	2.2	9	2.5	8—11	2.9

Примечание. А — место во флоре, Б — доля видов данного семейства от общего числа видов всей флоры, %.

изученностью флоры печеночников болот в Мурманской обл. по сравнению с таковой в большинстве других регионов. Как уже упоминалось, печеночники определены к 170 описаниям болотных ценозов (1046 определений), тогда как, например, D. Vitt и R. Belland (1995) основываются на 100 описаниях.

Таксономическая структура флоры печеночников болот области достаточно своеобразна[3] (см. таблицу). На первом месте, как и во всех гипоарктических флорах (Константинова, 1989), стоит сем. *Lophoziaceae* (32.3 %), однако на втором месте находится сем. *Cephaloziaceae* (10.3 %), а не *Scapaniaceae* (9.08 %), занимающее всегда второе место и имеющее значительно больший удельный вес в арктических и гипоарктических флорах (в том числе локальных флорах области), но отодвигающееся во флоре болот Мурманской обл. на третье место. Большая роль сем. *Cephaloziaceae* объясняется тем, что практически все виды этого семейства (11 из 13 известных в области) встречаются на болотах. Из них только 2 вида случайные, в то время как большинство видов рода *Cephalozia*, а также *Cladopodiella fluitans* и *Odontoschisma elongatum* нередки в болотных ценозах. Понятно, что при вдвое меньшем общем числе видов печеночников доля этого семейства во флоре болот существенно возрастает. Из 9 видов сем. *Scapaniaceae*, обнаруженных на болотах области (всего в области 29 видов в этом семействе), 3 встречаются более или менее часто, 2 вида спорадических и 2 редких (см. таблицу), 2 вида — случайные. Значительно полнее представлено на болотах сем. *Cephaloziellaceae*, расположенное на четвертом месте. Более половины его видов (6 из 11) найдены на болотах области, причем половина из них — виды, приуроченные преимущественно к болотам, а половина — индифферентные виды. Пятое и шестое места делят семейства *Aneuraceae* и *Geocalycaceae*. Они довольно полно представлены в болотной флоре (по 5 из 7 зарегистрированных для области видов в каждом семействе). Сем. *Aneuraceae* ни в одной из локальных флор области не входит в пятерку ведущих, находясь чаще всего на 6—8 или даже 9—10 местах (см. таблицу). Вполне закономерно отсутствие во флоре болот видов сем. *Gymnomitriaceae* (в основном горные и арктомонтанные виды) и резко сниженная роль семейств *Scapaniaceae* и *Jungermanniaceae*, в которых преобладают горные и арктомонтанные печеночники. Ближе всего по таксономическому составу к флоре болот стоит флора островов и побережья Белого моря (табл. 2), что вполне понятно, если учесть равнинный характер территории и значительное разнообразие болот на ней. Таким образом, флора печеночников болот имеет характерную таксономическую структуру, значительно отличающуюся от таксономической структуры флор печеночников отдельных регионов и области в целом.

---

[3] При анализе таксономической структуры из рассмотрения были исключены все случайные для болот виды, т. е. виды категории I (см. список).

Географический анализ

Для географического анализа флоры печеночников использована система элементов флоры, предложенная Р. Н. Шляковым (1976, 1979—1982) и несколько модифицированная мною с учетом новых данных о распространении и применении эколого-ценотического принципа (1 — не выделяется гипоарктический элемент; 2 — вместо термина «арктоальпийские» применяется термин «арктомонтанные», как более точно отражающий распространение и генезис печеночников, приуроченных именно к горным местообитаниям, а не к альпийским). Таким образом, элементы флоры, к которым отнесены виды у Шлякова (1976, 1979—1982), в свете новых данных по экологии и распространению нередко несколько отличаются от тех, что даются у меня.

Первое место по числу видов, выявленных на болотах, принадлежит бореальному элементу (30, или 32.3 % всей болотной флоры). Из них 2 вида могут играть заметную роль в растительном покрове болот, выполняя порой сплошным ковром мочажины (*Scapania irrigua*) или кочки (*Mylia anomala*). Около половины бореальных видов — обычные компоненты различных болотных ценозов, встречающиеся более или менее постоянно, но чаще всего в очень небольшом количестве (*Cephalozia lunulifolia, C. pleniceps*, виды *Calypogeia, Lophozia longidens, Riccardia latifrons*). Большая доля встречающихся на болотах бореальных видов относится к редким в области; в их числе виды, находящиеся на северном пределе своего распространения (*Cephaloziella elachista, Geocalyx graveolens, Moerckia hibernica, Schistochilopsis laxa*). Характерной чертой флоры печеночников болот Мурманской обл. является заметное участие гипоарктомонтанных видов, которые занимают второе место (30.1 %). Именно к этой группе относятся наиболее часто встречающиеся и характерные печеночники болот, нередко оказывающиеся и доминантами некоторых болотных синузий (*Gymnocolea inflata, Cephalozia leucantha, Harpanthus flotovianus, Orthocaulis kunzeanus, Tritomaria quinquedentata*). Среди гипоарктомонтанных видов, отмеченных на болотах, редких в области нет. Более трети из них (11 печеночников) — виды, предпочитающие болотные экотопы. Только один вид *Orthocaulis atlanticus*, очевидно, случайный для болот, остальные либо индифферентные, либо виды с широкой экологической амплитудой, нередкие и на болотах. На третьем месте по числу видов находятся арктомонтанные виды (18 видов, или 12.8 % флоры). Из них 4 вида (*Lophozia confertifolia, Odontoschisma elongatum, Saccobasis polita, Scapania uliginosa*) довольно обычны и местами обильны в некоторых болотных ценозах, один вид (*Marchantia alpestris*) нередок в ивовых болотах. Однако половина арктомонтанных видов — это случайные для болот виды, приуроченные в основном к местам с нарушенным растительным покровом (тропам, валунам, солифлюкционным пятнам и пр.). Из редких в области видов в этой группе представлен только один — *Scapania kaurinii*. Остальные — это преимущественно широко распространенные в области печеночники и два спорадически встречающихся, предпочитающих болота вида — *Cephaloziella subdentata* и *Schistochilopsis grandiretis*. Неморальный элемент представлен на болотах 3 очень редкими в области видами (*Cephalozia connivens, Pellia endiviifolia, Riccardia palmata*) и 3 спорадически встречающимися печеночниками (*Liochlaena lanceolata, Pellia epiphylla, Conocephalum conicum*). Арктических видов на болотах области зарегистрировано 4. Из них один — *Scapania hyperborea* — обычный, достаточно часто встречающийся на болотах печеночник. Остальные — редкие в области (*Cephaloziella uncinata, Lophozia major, Scapania tundrae*). Все горные виды, из числа отмеченных на болотах области, имеют здесь единичные точки нахождения и приурочены к нетипичным или нарушенным участкам болотных ценозов, т. е. являются случайными для болот.

Итак, бореальные и гипоарктомонтанные виды составляют ядро флоры печеночников болот Мурманской обл., включая более 60 % флоры. Без учета случайных видов бореальные и гипоарктогорные виды составляют уже более 70 % флоры болот, т. е. эта тенденция проявляется еще более ярко. Более того, именно в этих группах отмечено наибольшее число видов, предпочитающих болота, и видов, являющихся доминантами печеночниковых синузий на болотах. Таким образом, флора печеночников является отчетливо бореально-гипоарктогорной.

Роль печеночников в растительности болот

Видов, встречающихся в области почти исключительно на болотах, — 13. Из них два (*Calypogeia sphagnicola, Mylia anomala*) — достаточно широко распространенные печеночники, остальные — редкие и очень редкие в области виды. Видов, предпочитающих болота, — 19, или около 15 % всех видов, найденных на болотах области. В основном это обычные, часто встречающиеся и нередко обильные на болотах печеночники. Редких в области видов среди них нет вообще. Немного меньше во флоре болот области эври- и гемиэвритопных видов, сравнительно нередких в определенных местообитаниях в отдельных типах болот (всего 15, или около 16 % всех видов). Однако самую большую группу (27 видов, или 29 %) составляют индифферентные печеночники, т. е. виды (редкие и нередкие в области), предпочитающие другие экотопы (гниющую древесину, почву в лесных и тундровых ценозах, мелкозем и первичные почвы на выходах коренных обнажений или нарушенные местообитания), но в определенных условиях встречающиеся и на болотах. Это печеночники, поселяющиеся на пнях, корчах, на незаросшей торфянистой почве по бокам кочек, в пещерках под нависающими кустарничками, на тропах, проходящих через болото, а также по окраинам болот. И наконец, 16 видов из числа выявленных на болотах — случайные. Все они имеют единичные точки нахождения и были собраны либо на валунах, возвышающихся над болотным массивом, либо на тропах, проходящих через небольшие болотца, либо на границе болота и тундрового или лесного ценоза.

Большинство печеночников встречается на болотах области в небольшом количестве, рассеяно в куртинах бриевых и сфагновых мхов. Проективное покрытие печеночников в различных типах болот колеблется от менее 1 до 20 %, редко (на отдельных небольших участках) может достигать 30—40 %. Доминантами напочвенного покрова может выступать небольшое число видов. Так, в евтрофных, реже мезотрофных осоковых и осоково-моховых болотах, а иногда в мочажинах аапа болот может преобладать *Aneura pinguis* (до 30—40 % покрытия мочажины), реже — *Riccardia chamaedrifolia* (может покрывать до 20, иногда 30—40 % поверхности). В сильно обводненных мочажинах мезоолиготрофных болот местами могут преобладать *Gymnocolea inflata* (порой до 100 % покрытия в мочажине), *Scapania paludicola, Cladopodiella fluitans, Odontoschisma elongatum*, а в менее сырых — *Orthocaulis kunzeanus, Scapania irrigua, S. hyperborea*. На кочках и грядах (преимущественно среди сфагновых мхов) в олиготрофных болотах нередко доминирует *Mylia anomala* (до 20—30 % покрытия). Некоторые виды рода *Cephalozia* (*C. bicuspidata, C. lunulifolia, C. leucantha, C. pleniceps*) нередко довольно обильны на кочках и по краю мочажин в комплексных болотах, однако покрытие их на кочках редко превышает 1 % (крайне редко 5—10 %). Иногда значительную примесь на сфагновых кочках (до 5 % покрытия) составляет *Calypogeia sphagnicola*. В мезо- и евтрофных, но в особенности в ключевых болотах в более или менее обводненных понижениях по их окраинам, а также на гниющей в мочажинах древесине обычен и нередко обилен (до 50—100 % покрытия) *Harpanthus flotovianus*, а местами — *Saccobasis polita*. Некоторые печеночники довольно обычны и характерны во многих болотных ценозах, хотя их покрытие не превышает 1—2 %. На микроповышениях в кустарничково-сфагновых и в аапа болотах нередко можно обнаружить некоторые виды рода *Lophozia* (*L. confertifolia, L. longiflora, L. ventricosa*), *Orthocaulis binsteadii*, а в евтрофных и ключевых болотах — виды рода *Leiocolea* (*L. heterocolpos, L. rutheana*), *Tritomaria quinquedentata*. В углублениях по бокам кочек, на торфянистой почве нередко можно найти виды рода *Calypogeia*. В лесной зоне и горно-лесном поясе разнообразие болотной флоры увеличивается за счет видов, встречающихся на гниющей древесине (пнях, поваленных стволах деревьев и пр.). В таких местах поселяются обычные напочвенные виды из окружающего ценоза (преимущественно виды, встречающиеся на кочках), а также облигатные и факультативные эпиксилы (*Lophozia longidens, Ptilidium pulcherrimum, Orthocaulis attenuatus*). Из печеночников, чаще всего встречающихся на гниющей древесине в переувлажненных условиях, следует также упомянуть *Cephalozia leucantha, C. lunulifolia*, виды рода *Lophozia, Riccardia latifrons, Blepharostoma trichophyllum*. Единственное местонахождение *Riccardia palmata* в области — это гниющая колодина на окраине осоково-мохового болота на о-ве Peруний (Порья Губа). Число видов печеночников, зарегистрированных в одном сообществе, колеблется от 3—6 в осоково-гипновых, осоково-пушицево-сфагновых до 7—11 в кустарничково-сфагновых и 11—16 в комплексных кочковатых с евтрофными и евмезотрофными мочажинами осоково-кустарничково-моховых болотах. Наибольшее число видов (19) найдено в кочкарнике, образованном *Carex caespitosa* L., на дне пересохшего водоема. Видовое разнообразие в сообществе при прочих равных условиях значительно увеличивается при наличии гниющих древесных остатков, корчей, пней, а также высоких кочек с отмирающим сфагном, звериных троп, норок грызунов. Довольно богаты разнообразными видами такие местообитания, как кочки плотнодерновинных осок, пушиц, трихофорума, а также молинии, щучки и некоторых других злаков. Все это излюбленные места для поселения многих видов печеночников. В целом, чем контрастнее условия обитания на болоте (например, обводненные мочажины и высокие кочки), тем выше видовое разнообразие. Поэтому флора печеночников аапа и аапа-бугристых болот, широко распространенных в области, обычно отличается большим видовым богатством. Заметно увеличивается покрытие печеночников при сравнительно слабых нарушениях болотных ценозов (например, в «одноразовых» вездеходных колеях, тропах, проходящих через болота, и пр.) и при деградации (пересыхании в засушливые годы) болот, а также в экотоновых сообществах по границам болотных ценозов.

Редкие виды

На болотах Мурманской обл. произрастает ряд редких и очень редких печеночников, в том числе видов, включенных в Красные книги разного ранга. Некоторые из них (*Cephaloziella elachista, Cephalozia connivens*) действительно очень редки в области. Другие (*Geocalyx graveolens, Solenostoma caespiticium, Moerckia hibernica, Riccardia chamaedryfolia*) в ходе нашей работы были обнаружены в довольно большом числе болотных ценозов в заметном количестве и хорошем состоянии и, видимо, могут быть исключены из Красной книги области. Соответствующие предложения внесены в Комитет экологии Мурманской обл. Интересно отметить и то, что некоторые более или менее обычные виды наших болот включены в Красные книги соседних с Мурманской обл. стран: Финляндии и Швеции (Rassi, Vaisanen, 1987; Databanken..., 1991).

Подавляющее большинство типичных болотных видов и видов, предпочитающих болота, обнаружены на территории Кандалакшского заповедника (табл. 1), т. е. на полностью охраняемой территории. Пока еще остаются незатронутыми человеческой деятельностью огромные болотные массивы, находящиеся в труднодоступных районах на востоке области и в горах. Поэтому можно сказать, что болотные ценозы Мурманской обл. не находятся в угрожаемом положении, составляя тем самым счастливое исключение в Европе.

В заключение хотелось бы подчеркнуть, что исключение из рассмотрения печеночников при анализе флор болот разных регионов может приводить к неправильным оценкам таксономического разнообразия ценозов. По утверждению М. С. Боч (1989б), основанному на изучении преимущественно сосудистых растений и бриевых мхов, болота лесной зоны Кольского п-ова являются флористически бедными. Однако при полном учете печеночников видовое разнообразие болот Мурманской обл. оказывается не таким уж и низким. Вероятно, уменьшение числа видов сосудистых растений компенсируется в определенной степени увеличением числа видов мохообразных, и в особенности печеночников.

Собранные образцы хранятся в гербарии Полярно-альпийского ботанического сада-института (ПАБСИ) Кольского научного центра РАН (KPABG).

Выражаю глубокую признательность А. Н. Савченко (ПАБСИ) за разработку специальных программ для работы с базой данных, в которую внесены сведения по распространению, экологии и биологии печеночников Мурманской обл., и Т. Н. Сеничевой (ПАБСИ) за внесение текста этикеток в компьютерную базу данных.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 97-04-48898).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бардунов Л. В. Очерк бриофлоры Сибири. Новосибирск, 1992. 97 с.

Боч М. С. Флористический анализ болот // Растительный покров водно-болотных угодий Приморской Прибалтики. Таллин, 1986. С. 21—30.

Боч М. С. Анализ флоры листостебельных мхов болот северо-запада РСФСР // Проблемы бриологии в СССР. Л., 1989а. С. 53—61.

Боч М. С. О болотах лесной полосы Кольского полуострова // Бот. журн. 1989б. Т. 74. № 12. С. 1747—1756.

Жукова А. Л., Кузьмина Е. О. К флоре печеночных мхов болот северо-запада СССР // Новости сист. низш. раст. 1983. Т. 20. С. 190—193.

Константинова Н. А. Особенности таксономической структуры и сравнительная характеристика некоторых флор печеночников Севера // Актуальные вопросы бриологии в СССР. Л., 1989. С. 126—142.

Константинова Н. А., Савченко А. Н. База данных «Гербарий мохообразных Мурманской области» // Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях. СПб., 1997. С. 38—39.

Константинова Н. А., Шляков Р. Н., Потемкин А. Д. Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1. С. 87—127.

Редкие и нуждающиеся в охране растения и животные Мурманской области. Мурманск, 1990. 189 с.

Чернов Е. Г. Карта растительности Кольского полуострова в масштабе 1 : 1 000 000 с пояснительным текстом: Канд. дис. Кировск, 1953. 274 с.

Шляков Р. Н. Печеночные мхи севера СССР. Л., 1976. Вып. 1. 91 с.; 1979. Вып. 2. 189 с.; 1980. Вып. 3. 190 с.; 1981. Вып. 4. 220 с.; 1982. Вып. 5. 195 с.

Databanken for hotade arter och Naturvardsverket. Hotade vaxter i Sverige 1990. Karlvaxter, mossor, lavar och svampar-forteckning och lansvis forekomst. Lund, 1991. 48 p.

Rassi P., Vaisanen R. Threatened animals and plants in Finland. Helsinki, 1987. 82 p.

Red data book of European bryophytes. Trondheim, 1995. 291 p.

Schuster R. M. The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America east of the hundredth meridian. New York; London, 1969. Vol. 2. 1062 p.

Vitt D. H., Belland R. J. The bryophytes of peatlands in continental western Canada // Fragm. Flor. Geobot. 1995. Vol. 40. N 1. P. 339—348.

Полярно-альпийский ботанический сад-институт
Кольского научного центра РАН
Кировск

Получено 2 VI 1998

SUMMARY

The list of liverworts of mires includes 93 species. Of them 13 are mainly mire species, 19 are species preferring mires, 15 are eurytopic and hemieurytopic species, not rare in mires, 27 are indifferent species and 16 — are occasional species. The detailed analysis of the liverwort flora is given and the diversity of liverworts in different mire's ecotope including disturbed ones is described.

УДК 0.69.51 : 582.951.6 Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 8

© Т. Н. Попова, Н. А. Силантьева

ТИПОВЫЕ ОБРАЗЦЫ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ РОДА *EUPHRASIA* (*SCROPHULARIACEAE*), ХРАНЯЩИЕСЯ В ГЕРБАРИИ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА им. В. Л. КОМАРОВА (САНКТ-ПЕТЕРБУРГ, LE)

T. N. POPOVA, N. A. SILANTIEVA. TYPE SPECIMENS OF THE CAUCASIAN *EUPHRASIA* SPECIES (*SCROPHULARIACEAE*) KEPT IN THE HERBARIUM OF THE KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE (ST. PETERSBURG, LE)

Приведен аннотированный список типовых образцов (18 гербарных листов), относящихся к 11 видам рода *Euphrasia* Кавказа. Даны номенклатурные цитаты и категории типов.

Ключевые слова: *Euphrasia*, типовые образцы, LE.

При изучении автентичных образцов видов рода *Euphrasia* L., хранящихся в типовой коллекции кавказского сектора Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), были уточнены их статус и правильные названия таксонов, даты публикаций. Были обозначены лектотипы видов *E. macrodonta* Juz. и *E. ossica* Juz., описанных в примечании к *E. taurica* Ganesch. (Юзепчук, 1949). Виды *Euphrasia* приведены в алфавитном порядке. Для каждого вида даны категория типа, полный текст этикетки гербарного образца. Географические сведения из протолога приводятся лишь в случае несовпадения их с текстом этикетки.

Euphrasia adenocaulon Juz. XI 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 371; он же, VI 1955, Фл. СССР, 22 : 623, descr. ross., табл. 30; Кем.-Нат. 1967, Фл. Кавк. 7 : 536.

Holotypus: Центральное Закавказье, Юго-Осетия: «Prope pag. Edis, in saxosis, in fruticeto mixto, 22 VIII 1923, [fl. et fr.] № 582. S. Juzepczuk».

E. amblyodonta Juz. 1923, Бот. мат. (Ленинград), 4, 8 : 60; он же, 1955, Фл. СССР, 22 : 613, табл. 29; Pugsl. 1936, Journ. Bot. 74 : 287; Гроссг. 1949, Опред. раст. Кавк. : 317; Кем.-Нат. 1952, Фл. Груз. 7 : 614; она же, 1967, Фл. Кавк. 7 : 536, карта 603; Yeo, 1978, Fl. Turk. 6 : 762.

Holotypus: Центральный Кавказ, Карачаево-Черкесия: «Кавказ, Бермамут 8200′, 8 VIII 1906, [fl. et fr.], И. Акинфиев».

E. bakurianica Juz. XI 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 374; он же, VI 1955, Фл. СССР, 22 : 638, descr. ross. — *E. oligadena* Juz. 1955, Фл. СССР, 22 : 638, nom. nud., pro syn.

Topotypi (2): Центральное Закавказье, Грузия: «Cartalinia, montis Tzkhra-Tzkharo, brachium Imeretinum, in prato subalpino. 8 VII 1923, fl. et fr., № 39, S. Juzepczuk»; «Cartalinia, prope pag. Bakuriani, in prato. 9 VII 1923, [fl. et fr.], № 64, S. Juzepczuk», sub «*E. oligadena* Juz., nov. sp.».

Протолог: «Georgia, prope pag. Bakuriani, in valle fl. Ktzija, 9 VII 1928, fl., fr. imm., W. Kozlowsky. In Herb. Inst. bot. Ac. Sc. Georgiae (Tbilissi) conservatur».

Примечание. Образцы этого вида из окрестностей Бакуриани, хранящиеся в Гербарии БИН (LE), были обозначены С. В. Юзепчуком в 1932 г. на листе как «*Euphrasia oligadena* Juz. n. sp.», но новый вид был опубликован им только в 1955 г. под названием *E. bakurianica* с обозначением типа из Бакуриани (окрестности Кции) (TBI). Указание Юзепчука во «Флоре СССР» (1955а : 638) на тождество этих названий («... — *E. oligadena* Juz. in sched. olim») позволяет считать образцы, хранящиеся в LE, автентичными и в отсутствие здесь других материалов по *E. bakurianica* дает возможность получить о нем представление.

E. caucasica Juz. XI 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 360; он же, VI 1955, Фл. СССР, 22 : 587, descr. ross.; Juz. ex Grossh. 1949, Опред. раст. Кавк. : 317, descr. ross.; Кем.-Нат. 1952, Фл. Груз. 7 : 610; она же, 1967, Фл. Кавк. 7 : 533, карта 601.

Holotypus: Центральное Закавказье, Юго-Осетия: «Inter pag. Khutse et Vanel, in valle fl. Liakhva, in prato ad viam, 18 VIII 1923, [fl. et fr.], № 316, S. Juzepczuk».

Paratypi: ibidem, «inter pag. Dzhaw (Dzhava) et Khutse in valle fl. Liakhva in graminosis ad viam, 18 VIII 1923, [fl. et fr.], № 310, S. Juzepczuk»; «Inter pag. Ruk (Roka) et Zgubir in valle Liakhva, 19 VIII 1923, [fl. et fr.], № 386, S. Juzepczuk»; «Prope pag. Edis, in decliviis lapidosis, in fruticeto mixto, 22 VIII 1923, [fl. et fr.], № 558, S. Juzepczuk»; «Prope pag. Edis, in saxosis, in fruticeto mixto, 22 VIII 1923, [fl. et fr.], № 578a, S. Juzepczuk».

E. daghestanica Juz. XI 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 373; он же, VI 1955, Фл. СССР, 22 : 625, descr. ross., табл. 30; Кем.-Нат. 1967, Фл. Кавк. 7 : 538.

Holotypus et isotypus: Восточный Кавказ, Дагестан: «Prov. Dagestan. Distr. Samur prope pagum Kurush. In rupibus calcareis, 8100′, 29. Jul. 1898., [fl. et fr.], № 10393, Th. Alexeenko».

Протолог: «Dagestania, distr. Samur prope pagum Kurush, in rupibus calcareis, 29 VII 1898. (st. vet.), № 10393, Th. Alexeenko. In Herb. Inst. bot. Ac. Sc. URSS (Leningrad) conservatur».

Примечание: Юзепчук (1955a) сближает описанный им вид с мелкоцветковыми расами типа *E. petiolaris* Wettst. s. l., такими как *E. ossica* Juz. или *E. sevanensis* Juz. В то же время он указывает на значительное сходство *E. daghestanica* по опушению растений с видом *E. amblyodonta* Juz. На этом основании Юзепчук предполагает гибридогенное происхождение *E. daghestanica*.

E. juzepczukii Deniss. 1950, Тр. Бот. ин-та АН Арм ССР, 7 : 64, рис. 4; Deniss. ex Grossh. 1949, Опред. раст. Кавк. : 317, descr. ross.; Кем.-Нат. 1967, Фл. Кавк. 7 : 537, карта 604; Yeo, 1978, Fl. Turk. 6 : 762; Т. Н. Поп. 1987, Фл. Арм. 8 : 331.

Holotypus: Южное Закавказье, Армения: «Арм ССР, г. Алагез, к востоку от оз. Сев-Лич, h = 3000 м над ур. м., 28 VIII 1948, [fl., fr.], Г. Денисова».

Протолог: «Typus: in m-te Aragaz (Alagez) in pascuis alpinis ca. 3330—3350 m, fl., 18 VIII 1948., leg. Denissova. In herb. Inst. Bot. nom. ac. Komarovii Ac. Sc. URSS in Leningrad conservatur».

Примечание. Различия в датах сбора, указанных на гербарном образце («28 VIII 1948») и в протологе («18 VIII 1948»), вероятно, следствие типографской опечатки, поскольку в гербарии БИН РАН (LE) не имеется других гербарных образцов этого вида, собранных Г. Денисовой. Цитируемый образец был принят как голотип (Юзепчук, 1955a; Yeo, 1978).

Юзепчук (1955a) во «Флоре СССР» указывал на слабое отличие вида *E. juzepczukii* от *E. amblyodonta* и сближал его со средиземноморским видом *E. willkommii* Freyn. Все названные три вида, по мнению Юзепчука, относятся к сродству *E. minima* Jacq.

E. kemulariae Juz. XI 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 371; он же, VI 1955, Фл. СССР, 22 : 620, descr. ross.; Кем.-Нат. 1967, Фл. Кавк. 7 : 538.

Isotypus: Западное Закавказье, «Грузия, Ткибульский район, хребет Накерала, вершина Цхра-Джвари, 20 VIII 1949, [fl. et fr.], A. Kutateladze».

Протолог: «Typus. Imeretia, reg. Tkibuljskij, jugum Nakerala, in summo mont. Tskhra-Dzhvari, 20 VIII 1949, fl., fr., A. Kutateladze. In Herb. Horti. bot. Tbilissiensis conservatur (isotypus in Herb. Inst. bot. Ac. Sc. URSS in Leningrad)».

E. lebardensis Kem.-Nath. 1956, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси): 30; она же, 1952, Фл. Груз. 7 : 613, descr. georg., рис. 356; она же, 1967, Фл. Кавк. 7 : 535, карта 603; Yeo, 1978, Fl. Turk. 6 : 761.

Topotypus, specimen authenticum (?): Западное Закавказье, «Грузия. Мегрелия. Альпийские луга, около Лебарде (гора Чаумен), 3 VIII 1953, [fl.] L. Kemularia-Nathadze».

Протолог: «Typus: ГССР, Мегрелия, альпийские луга, около Лебарде, 8 III 1919, Архангельский. Просмотренные экземпляры: гора Чаумони, 2 VIII 1953, Л. Кемулариа-Натадзе, Ш. Кутателадзе, А. Шхиян и И. Лачашвили...».

Примечание. Возможно, образец, хранящийся в LE и приведенный нами выше как топотип, является паратипом, несмотря на то что цитируемая при описании дата сбора («2 VIII») отличается от указанной на данном образце («3 VIII»).

Данный вид сближался его автором (Кемулариа-Натадзе, 1956) с *E. petiolaris* Wettst., от которого *E. lebardensis* «отличается тупозубчатыми прицветниками, зубцами чашечки, которые у всех цветков почти одинаковой длины, а также ареалом».

E. macrodonta Juz. 1949, Список раст. Герб. фл. СССР, 11 : 152, nota ad *E. taurica* Ganesch. № 3457; он же, 1955, Фл. СССР, 22 : 619; Кем.-Нат. 1967, Фл. Кавк. 7 : 536, карта 604; Yeo, 1976, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 35 : 58.

Lectotypus (Юзепчук, 1955а, emend. Popova, Silantieva, h. l.): Западный Кавказ, «Экспедиция по исследованию флоры и растительности Кавказского Государственного Заповедника. Сев.-Зап. Кавказ, водораздел рек Белая—Лаба, ст. Псебайская, в трещинах алебастровой скалы на вост. склоне хр. Герпегем, 28 VI 1930, [fl.] А. И. Лесков».

Протолог: «...с территории Кавказского Гос. Заповедника...».

Примечание. Первоначально было дано лишь краткое латинское описание этого вида в примечании к *E. taurica* Ganesch., изданному под № 3457 (Юзепчук, 1949): «...вид *E. macrodonta* Juz. ined., известная с территории Кавказского Гос. Заповедника (ex aff. *E. petiolaris* Wettst., glabrescens, eglandulosa, bracteis magnis, longe et acute dentatis, flouribus amplissimis)». Во «Флоре СССР» Юзепчук (1955а) приводит развернутое русское описание вида и указывает для него классическое местонахождение — «водораздел рек Белая и Лаба, ст. Всебайская [Псебайская]. Тип в Ленинграде» (Юзепчук, 1955а). Нами был обнаружен гербарный лист с определением С. Юзепчука — «*E. macrodonta* Juz.», который и принят как лектотип.

Данный вид рассматривался Юзепчуком (1955а) как одна из форм сложного видового цикла, включающего *E. petiolaris*, характеризующаяся длинными и острыми зубцами прицветников.

E. ossica Juz. 1949, Список раст. Герб. фл. СССР, 11 : 152, nota ad *E. taurica* Ganesch. № 3457; он же, 1955, Фл. СССР, 22 : 624; он же, 1957, Список раст. Герб. фл. СССР, 14 : 73, nota ad *E. sevanensis* Juz. № 4096; Кем.-Нат. 1967, Фл. Кавк. 7 : 537, карта 603; Yeo, 1976, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 35 : 59.

Lectotypus (Юзепчук, 1957, emend. Popova, Silantieva, h. l.): Центральное Закавказье, Юго-Осетия: «*Euphrasia ossica* Juz. n. spec. In monte Kadlosen (Kalasan), in pratis nec non in declivis lapidosis reg. alpinae, 21 VIII 1923, fl. et fr., № 481, S. Juzepczuk. *Euphrasia ossica* Juz. n. spec.».

Протолог: «...из пределов Юго-Осетии...».

Примечание. Первоначально было дано лишь краткое латинское описание этого вида в примечании к *E. taurica* Ganesch., издаваемому под № 3457 (Юзепчук, 1949). В этом примечании *E. ossica* упоминается как одна из мелкоцветковых рас видового цикла, включающего *E. petiolaris*, — «...установленная... на материале из пределов Юго-Осетии *E. ossica* Juz. ined. (a proxima *E. petiolari* Wettst. floribus parvis ca. 5—6 mm lg. diversa; praesertim in Caucaso orientali distributa)...». Развернутое русское описание вида приведено Юзепчуком (1955а) во «Флоре СССР», где он указал местом хранения типа *E. ossica* Ленинград, но типовой образец им процитирован не был. В примечании к *E. sevanensis*, изданном под № 4096, Юзепчук (1957) впервые указал местообитание, которое следует считать классическим для *E. ossica*: «г. Кадлосен (или Каласан) в Юго-Осетии». Нами обнаружен гербарный лист с определением Юзепчука «*E. ossica* Juz.», который принят как лектотип.

E. sevanensis Juz. XI 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 372; он же, VI 1955, Фл. СССР, 22 : 625, descr. ross., табл. 30; Кем.-Нат. 1967, Фл. Кавк. 7 : 538, карта 604; Yeo, 1978, Fl. Turk. 6 : 761; T. N. Pop. 1987. Фл. Арм. 8 : 331, табл. 139.

Holotypus et isotypus: Южное Закавказье, Армения: «Distr. Delizhan, in declivibus meridion. jugi Shach-Dagh (in ripa Gjunaica), 6300—8500′, 11 VIII 1923, fl. et fr., A. Grossheim et O. Zedelmejer».

Примечание: Юзепчук (1955б) выделяет данный вид из сборного вида *E. petiolaris* Wettst., от которого он отличается формой листьев, компактностью соцветий и более мелкими цветками. По утверждению Юзепчука (1955а), наиболее мелкие экземпляры *E. sevanensis* «можно перепутать только с *E. amblyodonta* Juz.».

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 99-04-49790).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кемулариа-Натадзе Л. М. Новые виды рода *Euphrasia* L. // Заметки по систематике и географии растений Тбилис. бот. ин-та АН ГССР. Тбилиси, 1956. С. 24—31.

Юзепчук С. В. № 3475. *E[uphrasia] taurica* Ganeschin // Список растений Гербария флоры СССР. М.; Л., 1949. Т. 11. С. 151—152.

Юзепчук С. В. Род Очанка — *Euphrasia* L. // Флора СССР. М.; Л., 1955a. Т. 22. С. 557—640.

Юзепчук С. В. Описания некоторых новых очанок флоры СССР // Бот. материалы Гербария БИН АН СССР. М.; Л., 1955б. Т. 17. С. 357—375.

Юзепчук С. В. № 4096. *E[uphrasia] sevanensis* // Список растений Гербария флоры СССР. М.; Л., 1957. Т. 14. С. 73.

Yeo P. F. Euphrasia L. // Flora of Turkey and the East Aegean Islands / Ed by P. Davis. Edinburgh, 1978. Vol. 6. P. 756—763.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 20 XI 1998

SUMMARY

An annotated list of type specimens (18 herbarium sheets) belonging to 11 species of the genus *Euphrasia* from the Caucasus is presented. Nomenclatural citations and categories of types are given.

УДК 582.475.4:577.49

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 8

© В. А. Брынцев

ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ФАЗЫ ЗАЛОЖЕНИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ ПОЧЕК У *PINUS SIBIRICA* (*PINACEAE*)

V. A. BRYNTSEV. PHENOLOGICAL PHASES OF FORMING OF VEGETATIVE BUDS OF *PINUS SIBIRICA* (*PINACEAE*)

Выделены 7 фаз формирования почек — от фазы обособления зоны терминальной и боковых почек до фазы окончания вторичного формирования почки. Фенофазы формирования почек сопоставлены с фенофазами развития побегов и хвои.

Ключевые слова: *Pinus sibirica*, фенофаза, формирование почек.

Внутреннее формирование почки у *P. sibirica* Du Tour изучалось Т. П. Некрасовой (1972); ею рассмотрены изменения зоны апекса в разные сроки, а также время формирования почечных чешуй без пазушных и с пазушными зачатками. В. А. Артемовым (1976) дано микроморфологическое (анатомическое) описание формирования вегетативных и генеративных почек *P. sylvestris* L. и *Picea obovata* Ledeb., представлена схема органогенеза хвойных, выделены этапы и фазы (подэтапы) органогенеза. Однако вопросы внешних морфологических изменений почек в работах Некрасовой (1972) и Артемова (1976) не затрагивались.

Морфогенез почек *Pinus sylvestris* детально описан Ф. А. Чепиком (1974, 1982), при этом рассмотрены не только вопросы микроморфологии, но и отмечены некоторые внешние изменения почек, в частности даны сроки обособления боковых почек. На основании исследований Чепиком (1974) выделено 3 периода: 1) покоя, 2) роста удлиненных побегов, 3) формирования почек.

В литературе наиболее подробно вопрос выделения фенологических фаз заложения почек рассмотрен в методике фенонаблюдений для ботанических садов (Ярославцев и др., 1973), где выделены 4 фенологические фазы формирования почек:

1) обособление почек в виде мелких зеленых бугорков (на побегах появляются дочерние почки в виде мелких бугорков), 2) рост почек и морфологическое оформление почечных чешуй (дочерние зеленые почки увеличиваются в размерах), 3) начало опробковения почечных чешуй (почки растут, концы почечных чешуй буреют и пробковеют), 4) завершение опробковения наружных почечных чешуй (почки закончили рост, наружные почечные чешуи с внешней стороны опробковели, приобрели окраску, характерную для покоящихся почек).

Однако для *P. sibirica* выделение данных фаз затруднено; кроме того, они не достаточно полно отражают важнейшие процессы морфогенеза сосны сибирской. Поэтому задачей работы было выделить фенологические фазы заложения почек *P. sibirica* по внешним морфологическим признакам и сопоставить их с фенологическими фазами побега и хвои.

Материал и методика

Заложение вегетативных почек *P. sibirica* проводили в вегетационные периоды 1995—1997 гг. на дереве в возрасте 11—13 лет в Московской обл. Вели регулярные обмеры почек, детальное описание их морфологии, делали фотоснимки в различных ракурсах. Одновременно с этим изучали фенологию и динамику роста побегов. В определении фенологических фаз развития побегов и хвои за основу брали методики И. А. Забелина (1934) и И. Н. Елагина (1961) с дополнениями и уточнениями, сделанными для *P. sibirica* (Брынцев, 1997).

Достоверность выделенных фенологических фаз заложения вегетативных почек проверена на массовом материале, в культурах *P. sibirica* в Солнечногорском, Волоколамском, Сергиево-Посадском лесхозах Московской обл.

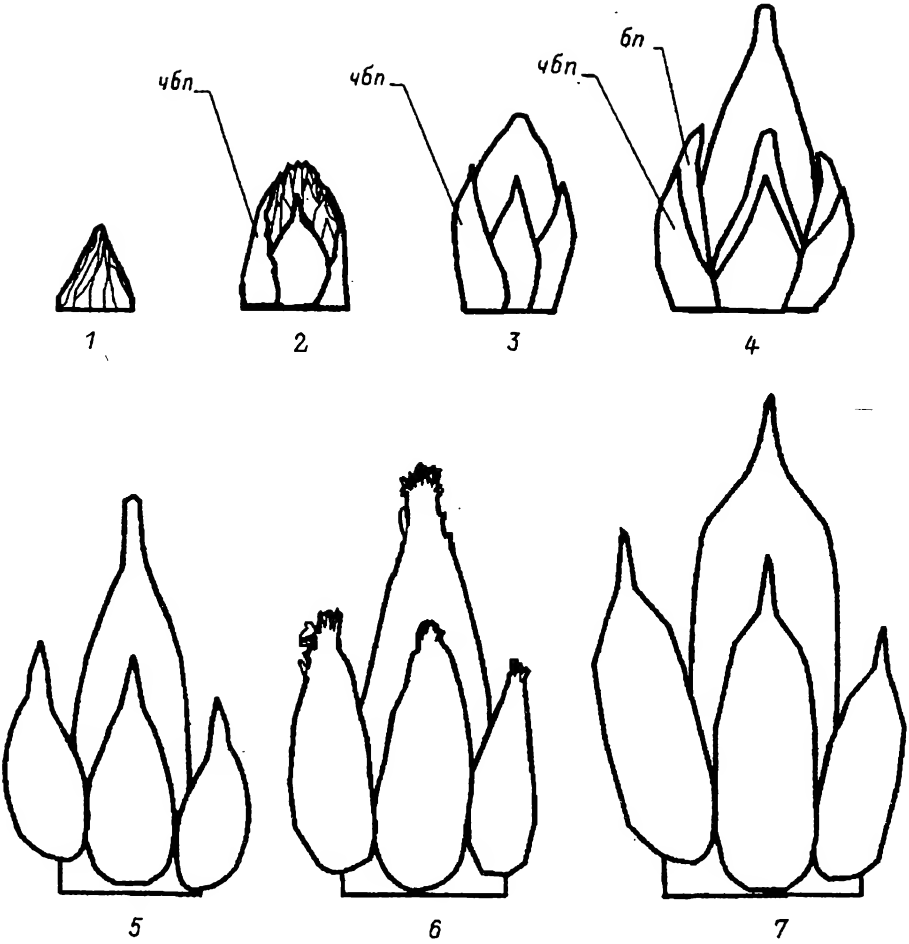
Учитывая, что развитие терминальной почки тесно связано с развитием расположенных рядом с ней боковых почек, фенологические фазы были выделены для группы из терминальной и рядом с ней расположенных боковых почек. При этом следует обратить внимание на то, что нижние по генетической спирали почки ауксибластов, особенно на боковых побегах, могут отставать в своем развитии от верхних или оставаться недоразвитыми, поэтому ориентироваться нужно на верхние в генетической спирали почки.

Результаты

На основании проведенных исследований были выделены 7 фенологических фаз у вегетативных почек *P. sibirica*. Схематическое изображение фаз формирования почек приведено на рисунке.

1. Фаза обособления зоны терминальной и боковых почек (наступает в зависимости от погодных условий в конце 3-й декады апреля—в 1-й декаде мая). Весной в процессе роста материнской почки чешуи брахибластов расходятся, открывая верх побега. Верх побега образован плоскими светло-коричневыми чешуями зачатков ауксибластов, плотно прилегающими одна к другой; в этот период он конусовидный и достаточно острый. Ростовые процессы, происходящие в это время в зачатках терминальной и боковых почек, внешне не различимы. Данная фаза совпадает с фазой обособления хвоинок в чехлики (здесь и далее приводятся фенофазы развития побега и хвои по: Брынцев, 1997).

2. Фаза начала весеннего формирования почек (наступает в конце 2-й—начале 3-й декады мая). Зона терминальной и боковых почек начинает расширяться, образованный ею конус становится более тупым и закругленным, нарушается целостность плотного до этого покрова чешуй. Под действием роста боковых почек, которые увеличиваются по длине и диаметру, начинают подниматься закрывающие их чешуи. Верх терминальной почки выходит из-под чешуй боковых почек. Данная фаза, как правило, совпадает с началом фазы прорывания хвоинками чехликов.



Фазы формирования почек *Pinus sibirica* (схема).

1 — обособление зоны терминальной и боковых почек, *2* — начало формирования почек, *3* — обособление боковых почек, *4* — отхождение боковых почек, *5* — окончание первичного формирования почек, *6* — начало вторичного формирования почек, *7* — окончание вторичного формирования почек. *бп* — боковые почки, *чбп* — чешуи боковых почек.

3. Фаза обособления боковых почек (наступает в начале 1-й декады июня). Происходит активный рост боковых и терминальной почек по диаметру. Боковые почки — плоские, треугольные, закрытые чешуями, полностью прижаты к терминальной почке; они слегка отодвигают закрывающие их полностью чешуи и становятся видны. Верх терминальной почки тупой и округлый. Становится возможным точно определить количество заложившихся боковых почек.

4. Фаза отхождения боковых почек (наступает в конце 1-й—начале 2-й декады июня). Обособившиеся боковые почки начинают отходить от терминальной, вершины их уже не прижаты к последней. Боковые почки из плоских становятся более объемными, однако по форме они еще сплющенные и в поперечном сечении близки к овальным. Верхушки боковых почек особенно на апикальных побегах могут быть когтеобразно изогнуты. В эту фазу активно увеличивается терминальная почка, она удлиняется и на конце заостряется. Данная фаза, как правило, совпадает с фазой освобождения хвои от чешуй на 1/2 длины.

5. Фаза окончания первичного формирования почек (наступает в 1-й декаде июля). Терминальная почка становится шлемообразной, с острым, состо-

ящим из плотно сложенных чешуй кончиком. Боковые почки объемные, в поперечном сечении круглые, с очень плотными и твердыми верхушками, которые особенно на апикальных побегах могут быть изогнуты в сторону терминальной почки. Данная фаза наступает незадолго перед фазой окончания роста хвои.

6. Фаза начала вторичного формирования почки (наступает в конце 2-й—начале 3-й декады июля). Верхушки терминальной и боковых почек теряют свою остроту, чешуи расходятся, почки на конце становятся разлохмаченными. На побегах в нижней части кроны (а у верхних веток и апикального побега — в отдельные годы) вторичное формирование почек может носить ослабленный характер и быть трудно различимо. Данная фаза отмечается непосредственно после наступления фазы окончания роста хвои.

7. Фаза окончания вторичного формирования почки (наступает в 3-й декаде августа—1-й декаде сентября). Признаком наступления этой фазы является приобретение концами терминальной и боковых почек шлемообразной формы с острым и плотным верхом.

После наступления фазы начала вторичного формирования почек может начаться рост вторичного (иванова) побега. Он заключается в растяжении нижней части почки. Вновь образовавшийся побег имеет зеленый цвет, на нем хорошо видно белое опушение. Проявляется вторичный прирост у апикальной и рядом с ней расположенных почек, иногда и на более нижних побегах, но в более слабой форме. Об окончании вторичного прироста легко судить по изменению цвета опушения на вторичном побеге, оно становится светло-коричневым. Вторичный прирост заканчивается намного раньше окончания формирования почки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артемов В. А. Морфогенез побегов *Pinaceae* (вступление в микроморфологию). Сыктывкар, 1976. 57 с.

Брынцев В. А. Значение фенологических фаз при выращивании кедра сибирского // Лесохозяйственная информация / ВНИИЦлесресурс. 1997. № 8. С. 8—16.

Елагин И. Н. Методика определения фенологических фаз у хвойных // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 7. С. 984—992.

Забелин И. А. Методика фено-экологических наблюдений над хвойными и опыт применения ее к кедрам и соснам // Бюл. Гос. Никит. бот. сада. № 13. Ялта, 1934. 55 с.

Некрасова Т. П. Биологические основы семеношения кедра сибирского. Новосибирск, 1972. 274 с.

Чепик Ф. А. Морфогенез почек сосны обыкновенной // Лесная геоботаника и биология древесных растений: Межвуз. науч. тр. Раздел V. Брянск, 1974. Вып. 2. С. 155—160.

Чепик Ф. А. Биология развития и типы морфогенеза побегов древесных растений. Л., 1982. 72 с.

Ярославцев Г. Д., Булыгин Н. Е., Кузнецов С. И., Захаренко Г. С. Фенологические наблюдения над хвойными (методические указания). Ялта, 1973. 50 с.

Научно-производственный центр
лесного семеноводства
Пушкино Московской обл.

Получено 22 X 1997

SUMMARY

Seven phases of vegetative bud formation were distinguished in *Pinus sibirica*. These phases are correlated with phenological phases of shoot and needle development.

УДК 581.9 (575.4)   Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 8

© Д. Курбанов

О ФЛОРЕ ОСТРОВА ОГУРЧИНСКИЙ (ТУРКМЕНИСТАН)

D. KURBANOV. ON THE FLORA OF ISLAND OGURCHINSKY (TURKMENISTAN)

Приведен список сосудистых растений о-ва Огурчинский (Каспийское море), насчитывающий 65 видов, относящихся к 21 семейству, 53 родам.

Ключевые слова: флора, Каспийское море, о-в Огурчинский.

О-в Огурчинский, расположенный в восточной части Каспийского моря, к югу от п-ова Челекен, вытянут с юга на север и состоит из 2 частей — северной и южной, разделенных небольшим проливом. С востока и северо-востока берега острова омываются водами Туркменского и Челекенского заливов. Длина острова около 40 км, ширина — около 5.

Почти вся территория острова сложена преимущественно среднеплиоценовыми новокаспийскими отложениями. Восточные и западные береговые полосы образованы засоленными навеянными песчаными грядами до 6—8 м выс., которые в настоящее время зарастают 2 видами стипагростиса (*Stipagrostis karelinii*, *S. pennata*). Пространство между восточным и западным берегами имеет более выровненный рельеф, сложенный засоленными глинистыми отложениями. Здесь отмечены ценозы солянковой растительности с доминированием *Halostachys belangeriana*, *Halocnemum strobilaceum*, *Salsola nitraria*, *Climacoptera czelekenica*.

Береговые полосы острова чаще всего заняты ценозами крупных кустарников — *Tamarix passerinoides*, *T.karelinii*, *Halostachys belangeriana* (последний достигает значительных размеров — до 3 м выс., местами слагая самостоятельные сообщества галофитона). Здесь же на всем протяжении острова по юго-западному берегу развиваются группировки, состоящие из *Binertia cycloptera*, *Argusia sibirica*, *Salicornia europaea*. Все эти растения на острове растут на мокрых солончаках.

Следует подчеркнуть, что солерос европейский в последние годы привлекает внимание ученых многих стран мира. Его выращивают в Мексике, Южной Америке, на Ближнем Востоке, в Саудовской Аравии. В Индии, в штате Гуджарат, он выращивается на больших площадях на морских побережьях с использованием морской воды (Джасвани, 1966). По данным Р. Джасвани (1966), в семенах солероса содержится до 30% растительного масла — значительно больше, чем в семенах сои. Это масло можно использовать в косметике, парфюмерии, фармацевтике. Сочные зеленые побеги солероса содержат протеин высокого качества и могут быть использованы в пищу, а также как корм для животных. Кроме того, из соломы солероса делают хорошую пульпу для производства грубых сортов бумаги, картона, некоторых строительных материалов. Запасов его на острове более чем достаточно, к тому же здесь можно выращивать солерос на больших площадях с использованием морской воды.

О-в Огурчинский имеет огромное значение прежде всего как место гнездования птиц (чаек, уток), он также служит местом отдыха каспийского тюленя Pusa caspica Gmel. Кроме того, для разведения сюда завезен из Бадхызского заповедника джейран Gasella subgutturosa Guld.

До сих пор сведения о флоре острова практически отсутствуют, имеется лишь небольшой гербарий, собранный Г. С. Карелиным в середине прошлого века и хранящийся в LE.

С целью сбора гербария с этого изолированного острова мне удалось дважды побывать там в 1980-е гг. при содействии А. З. Джанмурзаева, бывшего тогда Генеральным директором объединения «Туркменрыбпром». В результате обработки собранного материала, а также просмотра гербария и ряда флористических источников (Флора..., 1931—1964; Определитель..., 1968—1993; Никитин, Гельдыханов, 1988), касающихся флоры этого острова, составлен первый список растений о-ва Огурчинский. Почти все цветковые растения для острова приводятся впервые.

Ephedraceae

Ephedra distachya L. В северной части острова, на засоленных песках.

E. lomatolepis Schrenk. В северной части острова, на засоленных песках.

Poaceae

Eremopyrum orientale (L.) Jaub. et Spach. По всему острову, на засоленных песках.

Secale cereale L. В северной части острова, на глинистых почвах.

Hordeum leporinum Link. В южной части острова, на засоленных песках.

Henrardia pubescens (Bertol.) C. E. Hubb. По юго-западному побережью острова, на влажных песчаных склонах.

Anisantha tectorum (L.) Nevski. По всему острову, на песках.

Trisetaria linearis Forssk. В южной части острова, встречается обильно, на засоленных песчаных склонах.

Vulpia persica (Boiss. et Buhse) V. Krecz. et Bobr. По всему острову, на засоленных песках.

Cutandia memphitica (Spreng.) Benth. Рассеянно по всему острову, на сыпучих засоленных песках.

C. rigescens (Grossh.) Tzvel. Только в южной части острова, на засоленных песках.

Примечание. Восточно-средиземноморский вид, ареал которого охватывает Апшерон, Иран, на юге доходит до Египта, откуда вид описан. Повсюду предпочитает приморские пески и песчаные солончаки. На о-ве Огурчинский проходит северо-восточная граница его ареала. Кормовое растение.

Sphenopus divaricatus (Gouan) Reichenb. По всему острову, на засоленных влажных местах.

Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud. По всему острову, на засоленных влажных местах.

Schismus barbatus (L.) Thell. В центральной части острова, на сыпучих песках.

Stipagrostis karelinii (Trin. et Rupr.) Tzvel. По всему острову, на песках.

S. pennata (Trin.) de Winter. По всему острову, на песчаных холмах.

Aeluropus littoralis (Gouan) Parl. По всему острову, на засоленных местах.

Cyperaceae

Scirpus mucronatus L. В южной и центральной частях острова, на влажных засоленных местах.

Chenopodiaceae

Chenopodium rubrum L. Сорничает на глинистых влажных местообитаниях.

C. album L. В центральной части острова, сорняк на мусорных местах.

Atriplex aucheri Moq. В средней части острова, на засоленных глинистых местах.

Ceratocarpus utriculosus Bluk. Рассеянно по всему острову, на песчаных грядах.

Agriophyllum minus Fisch. et C. A. Mey. По всему острову, на навеянно-бугристых песках.

Kalidium caspicum (L.) Ung-Sternb. По всему острову, на сильно засоленных участках.

Halostachys belangeriana (Moq.) Botsch. По западному и восточному берегам острова, на сильно засоленных местообитаниях.

Halocnemum strobilaceum (Pall.) Bieb. По всему острову, на засоленных местообитаниях.

Salicornia europaea L. По всему побережью, на засоленных почвах.

Примечание. Последние 4 вида на острове хорошо развиты и создают фон во всех его частях.

Suaeda maritima (L.) Dumort. В северной и южной частях острова, на мокрых солончаках.

Bienertia cycloptera Bunge. По западному и восточному берегам, на мокрых солончаках.

Salsola incanescens C. A. Mey. По всей серединной части острова, на такыровидных местообитаниях.

S. nitraria Pall. По всей серединной части острова, на такыровидных местообитаниях (как и предыдущий вид).

S. sclerantha C. A. Mey. По всему острову, на засоленных песчаных холмах.

S. paulsenii Litv. По всему острову, по засоленным песчаным склонам.

Climacoptera czelekenica Pratov. В серединной части острова, на засоленных глинистых местообитаниях.

Примечание. Узколокальный эндемик, известен из окрестностей пос. Челекен и на о-ве Огурчинский, где предпочитает приморские солончаки и такыровидные почвы. Страдает от выпаса скота. Этот вид необходимо включить в новое издание Красной книги Туркменистана.

Horaninovia anomala (C. A. Mey.) Moq. В южной части острова, среди зарослей гребенщика, на засоленных песках.

Caryophyllaceae

Spergularia diandra (Guss.) Boiss. На западном побережье острова, на влажных засоленных местах.

Ranunculaceae

Ceratocephala falcata (L.) Pers. По всему острову, на засоленных песчаных грядах.

Brassicaceae

Strigosella brevipes (Bunge) Botsch. В центральной и южной частях острова, на засоленных глинистых склонах.

S. grandiflora (Bunge) Botsch. В южной части острова, по краю засоленных песчаных склонов.

Brassica tournefortii Gouan. По всему острову, на засоленных глинистых и песчаных местообитаниях.

Примечание. Следует подчеркнуть, что это растение по всему острову ранней весной создает фон.

Hymenolobus procumbens (L.) Fourr. В центральной и южной частях острова, на засоленных влажных местах.

Neslia apiculata Fisch. et C. A. Mey. В южной части острова, по окраине засоленных песчаных склонов.

Geraniaceae

Erodium cicutarium (L.) L'Hér. В южной части острова, на засоленных песчаных склонах.

E. strigosum Kar. et Ledeb. (*E. laciniatum* auct.). По всему острову, особенно обильно в южной части, на засоленных песчаных склонах.

Peganaceae

Peganum harmala L. По всему острову, на глинистых засоленных склонах.

Tetradiclidaceae

Tetradiclis tenella (Ehrenb.) Litv. По всему острову, на сильно засоленных мокрых солончаках.

Zygophyllaceae

Zygophyllum eichwaldii C. A. Mey. В центральной и северной частях острова, на останцовых засоленных местообитаниях.

Примечание. Южнотуранский вид, основной ареал которого сосредоточен в прикаспийских пустынях о-ва Огурчинский и мыса Челекен до Кара-Богаз-Гола. В пределах своего достаточно обширного ареала *Z. eichwaldii* встречается на засоленных глинистых склонах, выходах пестроцветов Красноводского плато, на чинках Устюрта, на Узбое, в Амударьинском, Ташаузском и Прикопетдагском оазисах. На востоке его ареал простирается до песчаного массива Сундукли. По всему ареалу *Z. eichwaldii* встречается нечасто, к тому же он сильно страдает от выпаса скота и выветривания местообитаний. Редкое растение. О-в Огурчинский является юго-западным пределом ареала вида на территории Туркменистана.

Nitrariaceae

Nitraria komarovii Iljin et Lava ex Bobr. Очень редко по всему острову, на засоленных почвах.

Примечание. Узколокальный прикаспийский реликтовый эндемичный вид. Распространен на побережье от Челекена до Кара-Богаз-Гола; кроме того, имеются 2 изолированных местонахождения: на о-ве Огурчинский и в урочище Айдин (северное предгорье хребта Малые Балканы). По всему ареалу предпочитает приморские солончаки, а также сильнозасоленные почвы. Вид сильно страдает от вырубки на топливо. Включен в новое издание Красной книги Туркменистана.

Tamaricaceae

Reaumuria fruticosa Bunge. Рассеянно по всему острову, на засоленных песчаных и глинистых склонах.

Примечание. На о-ве Огурчинский проходит самая западная граница ареала вида.

Tamarix hispida Willd. По всему острову по береговым полосам, на засоленных песчаных грядах.

T. passerinoides Delile ex Desv. По обоим берегам острова, на засоленных песчаных грядах.

Примечание. На острове эти виды гребенщика занимают доминирующее положение и образуют самостоятельные соляноколосниково-тамариксовые сообщества.

Frankeniaceae

Frankenia hirsuta L. В южной части острова по западному берегу, на влажных местах с близким залеганием грунтовых вод.

Limoniaceae

Limonium suffruticosum (L.) O. Kuntze. Рассеянно по всему острову, на засоленных местообитаниях.

Convolvulaceae

Convolvulus erinaceus Ledeb. По всему острову, на разбитых песчаных склонах.

C. persicus L. В северной части острова, на засоленных песчаных местообитаниях.

Примечание. Иранский вид, заходящий на прибрежные ракушечные засоленные пески каспийского побережья от Чекишляра до Кара-Богаз-Гола. На о-ве Огурчинский страдает от смыва водами моря, а также сильного выветривания местообитаний.

Boraginaceae

Argusia sibirica (L.) Dandy. Занимает западную береговую полосу по всему острову. На восточном берегу не растет.

Lamiaceae

Thuspeinantha persica (Boiss.) Briq. По всему острову, на засоленных песчаных грядах.

Solanaceae

Lycium depressum Stocks (*L. turcomanicum* Turcz. ex Miers). У развалин старого пограничного поста, на засоленных местообитаниях.

L. ruthenicum Murr. В южной части острова, на засоленных глинистых местообитаниях.

Orobanchaceae

Cistanche mongolica G. Beck. По всему острову, паразитирует на 2 видах гребенщика.

Состав флоры острова Огурчинский

Семейство	Число		Семейство	Число	
	родов	видов		родов	видов
Ephedraceae	1	2	*Nitrariaceae*	1	1
Poaceae	13	15	*Tamaricaceae*	2	3
Cyperaceae	1	1	*Frankeniaceae*	1	1
Chenopodiaceae	13	17	*Limoniaceae*	1	1
Caryophyllaceae	1	1	*Convolvulaceae*	1	2
Ranunculaceae	1	1	*Boraginaceae*	1	1
Brassicaceae	4	5	*Lamiaceae*	1	1
Geraniaceae	1	2	*Solanaceae*	1	2
Peganaceae	1	1	*Orobanchaceae*	1	1
Tetradiclidaceae	1	1	*Asteraceae*	5	5
Zygophyllaceae	1	1			
			Всего	53	65

Asteraceae

Karelinia caspia (Pall.) Less. На западном берегу в южной части острова, на влажных засоленных местообитаниях.

Mausolea eriocarpa (Bunge) Poljak. ex Podlech. В южной части острова, на разбитых песках.

Artemisia arenicola Krasch. ex Poljak. По всему острову, на разбитых песках.

Cousinia onopordioides Ledeb. В средней части острова, на засоленных глинистых местообитаниях.

Koelpinia linearis Pall. В южной части острова, на засоленных песчаных грядах.

Таким образом, флора о-ва Огурчинский состоит из 65 видов, относящихся к 21 семейству и 53 родам (см. таблицу). Наиболее богато представлены семейства *Chenopodiaceae* (17 видов) и *Poaceae* (15), к семействам *Brassicaceae* и *Asteraceae* относится по 5 видов, к *Tamaricaceae* — 3; остальные 15 семейств представлены 1—2 видами каждое.

Несмотря на незначительное количество видов, слагающих флору острова, среди них имеются редкие таксоны, которые должны быть включены в новое издание Красной книги Туркменистана: *Cutandia rigescens*, *Climacoptera czelekenica*, *Zygophyllum eichwaldii*, *Nitraria komarovii* и *Convolvulus persicus*.

Следует отметить, что наш список, по-видимому, не исчерпывает флоры острова, поэтому дальнейшее исследование его несомненно будет вознаграждено новыми интересными находками.

В заключение выражаю благодарность А. З. Джанмурзаеву за предоставленную возможность обследовать о-в Огурчинский.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Джасвани Р. К. А. Фермерство в морской воде: саликорния — растение будущего // Индия. 1966. № 8. С. 31—33.

Никитин В. В., Гельдыханов А. М. Определитель растений Туркменистана. Л., 1988. 689 с.

Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1968—1993. Т. 1—10.

Флора Туркмении. Л.; Ашхабад, 1931—1964. Т. 1—7.

Национальный институт пустынь,
растительного и животного мира
Минприроды Туркменистана
Ашхабад

Получено 25 III 1998

SUMMARY

The list of vascular plants in the Ogurchinsky island, Caspian sea, includes 65 species from 53 genera and 21 families. The list is given for the first time.

УДК 582.572.2 (477)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 8

© В. И. Мельник

FRITILLARIA MELEAGRIS (*LILIACEAE*) НА УКРАИНЕ

V. I. MELNIK. *FRITILLARIA MELEAGRIS* (*LILIACEAE*) IN UKRAINE

Изучено распространение, эколого-ценотические условия местообитаний и структура популяций редкого вида флоры Украины *Fritillaria meleagris*. Предложены рекомендации по охране генофонда вида.

Ключевые слова: *Fritillaria meleagris*, хорология, фитоценоз, популяция, охрана.

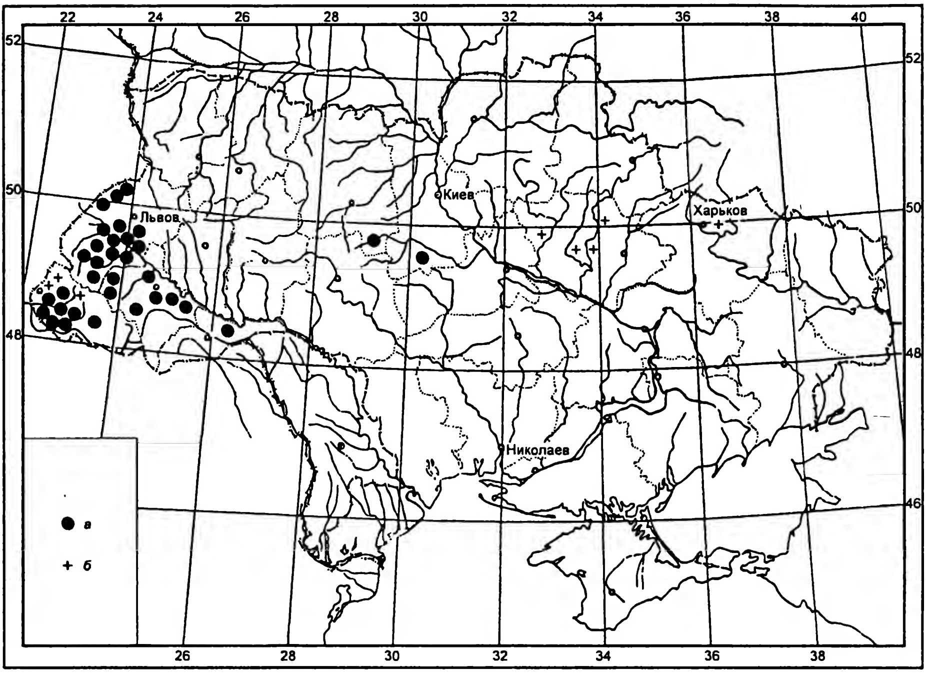
Высокодекоративный ранневесенний эфемероид *Fritillaria meleagris* L. внесен в Красную книгу Украины (Червона..., 1996). Он охраняется в России, Латвии, Польше, Чехии, Словакии, Венгрии, Румынии, Австрии, Швейцарии, Германии, Нидерландах, Франции, Англии и в некоторых других странах Европы (Bujorean, Grigore, 1965; Sukopp et al., 1978; Csapody, 1982; Вахрамеева и др., 1983; Latvijas..., 1985; Randuška, Križo, 1986; Beschermde..., 1991; Landolt, 1991; Moor, 1991; Polska..., 1993; Conservatoire..., 1994, и др.). Препятствием в деле охраны вида является недостаточная его изученность в эколого-ценотическом отношении.

На протяжении 1990—1997 гг. нами изучались распространение, эколого-ценотические условия местообитаний и поведение вида на Украине.

Fritillaria meleagris — это преимущественно европейский вид. Его ареал охватывает пространство от Англии до России, от юга Скандинавского п-ова, где вид является одичавшим, до Альп, средней части Балканского п-ова и Украины (Hollmann, 1972; Rix, 1980, и др.). В некоторых литературных источниках допущены ошибки в изображении ареала вида. G. Bujorean и S. Grigore (1965) ошибочно включают в ареал вида Кавказ, а F. Németh и T. Serélyes (1990) — территорию России до Урала. Однако наиболее восточными в Европе являются местонахождения *F. meleagris* в окрестностях поселков Протвино вблизи г. Серпухова, Фосфорный вблизи г. Вознесенска Московской обл. и в окрестностях с. Высокиничи вблизи г. Высокиничи Калужской обл. (Александров, 1971; Ротов, 1973; Гомозова, 1976; Курлович, Алексеев, 1979, и др.), а также в долине р. Лиелупе в окрестностях г. Елгавы и пос. Калнциемс в Латвии (Liepina, 1967; Абеле, 1983).

На значительном удалении от европейской части ареала выявлены местонахождения вида в Усть-Канском р-не Алтая (Лубягина, Ершова, 1989).

На Украине (см. рисунок) *F. meleagris* произрастает в виде отдельных локалитетов в долине р. Днестр от г. Николаева Львовской обл. до г. Хотин Черновицкой обл., в долинах некоторых притоков Днестра. Всего в бассейне Днестра зафиксировано около 20 локалитетов вида (гербарий KW, LWS, LW, CHER); в бассейне р. Тисы из 10 зафиксированных местонахождений к настоящему времени сохранилось только 6 (Андрик, Кричфалушій, 1994), которые составляют единый фрагмент ареала со словацкими местонахождениями в долине Тисы; в долине р. Сян в районе украинско-польской границы вблизи городов Мостиска и Медыка, на украинской территории отмечено только 3 локалитета (гербарии LW, LWS), значительно бóльшая часть этой польско-украинской популяции расположена в Польше в долине р. Сян и его притоков Вьера и Вишни вблизи г. Пшемысля (Piórecki, 1988). Особый научный интерес представляют обнаруженные в последнем десятилетии местонахождения вида



Распространение *Fritillaria meleagris* на Украине.
Местонахождения: *а* — существующие, *б* — исчезнувшие.

в долине р. Роставица у с. Голубивка Ружинского р-на Житомирской обл. (Литвак, Литвак, 1990) и в долине р. Рось у пос. Ракитно Киевской обл. (обнаружено Т. Л. Андриенко). В прошлом веке и в 1920-е годы вид отмечался в поймах р. Сулы в окрестностях г. Лубны Полтавской обл., рек Ворскла и Коломак вблизи Полтавы, р. Уда вблизи Ха́рькова (Бордзіловський, 1950; гербарий KW), эти местонахождения к настоящему времени не сохранились.

F. meleagris растет только в условиях значительного увлажнения и приурочен к поймам рек. В пойме р. Роставицы у с. Голубивка в Ружинском р-не Житомирской обл. вид произрастает в разреженных ясеневых и ольхово-ясеневых лесах. Древостой образован 50-летними деревьями *Fraxinus excelsior* L., *Alnus glutinosa* (L.) Gaerth. порослевого происхождения с участием *Quercus robur* L., *Carpinus betulus* L., *Populus tremula* L., *Acer platanoides* L., *Ulmus laevis* Pall., *Tilia cordata* Mill., *Malus sylvestris* L., *Pyrus communis* L. Кустарниковый ярус образован преимущественно *Corylus avellana* L. с участием *Crataegus monogyna* Jack., *Rosa canina* L. В травяном покрове доминируют *Aegopodium podagraria* L. и *Stellaria holostea* L., а в ранневесенней синузии — *Fritillaria meleagris*, встречаются *Anemone ranunculoides* L., *Asarum europaeum* L., *Bellis perennis* L., *Cardamine pratensis* L., *Gagea lutea* (L.) Gawl., *Geum rivale* L., *Glechoma hederacea* L., *Isopyrum thalictroides* L., *Lilium martagon* L., *Lysimachia nummularia* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Melica nutans* L., *Mercurialis perennis* L., *Polygonum bistorta* L., *Paris quadrifolia* L., *Primula veris* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Scilla bifolia* L., *Trollius europaeus* L., *Veratrum lobelianum* Bernh., *Veronica chamaedrys* L., *Viola odorata* L.

Единичные особи *F. meleagris* встречаются также на прилежащем лугу, однако их жизненность там понижена (Литвак, Литвак, 1990).

В пойме р. Рось в окрестностях пос. Ракитно Киевской обл. *F. meleagris* произрастает в ольховых лесах. Монодоминантный древостой образован *Alnus glutinosa*. В разреженном кустарниковом ярусе встречаются *Sambucus nigra* L., *Frangula alnus* Mill., *Padus racemosa* (Lam.) Gilib.; в травостое — *Athyrium filix-femina* (L.) Roth., *Lysimachia nummularia*, *Lythrum salicaria* L., *Ranunculus flammula* L. и др. В ранневесенней синузии кроме *Fritillaria meleagris* отмечен *Anemone ranunculoides*.

К луговым сообществам Cariceto (acutae) – Alopecureto (pratensis) – Festucetum (rubrae) приурочено местонахождение *F. meleagris* вблизи с. Розвадов Николаевского р-на Львовской обл. в верховьях Днестра. В ранневесеннем аспекте выявлены *Caltha palustris* L., *Gagea lutea*, *Ficaria verna* L., *Polygonum officinale* L., *Potentilla arenaria* Borkh. В этом местонахождении вид произрастает также в зарослях *Salix alba* L. с участием *Frangula alnus* и *Padus avium* Mill. В травяном покрове выявлены *Filipendula vulgaris* Moench. и *Lathyrus vernus* (L.) Bernh.

В прошлом пойма верхнего Днестра была покрыта дубравой, от которой сохранились отдельные 200—300-летние деревья и лесные виды *Anemone nemorosa* L. и *Convallaria majalis* L. в травяном покрове. Очевидно, местообитания *F. meleagris* первоначально были приурочены к этой дубраве, а позднее оказались в составе луговой растительности.

В Закарпатье вид произрастает в лесных, кустарниковых и луговых сообществах Molinio-Quercetum, Molinio-Arrhenatheretum вдоль рек (Крічфалушій, Андрик, 1995).

В лесных и луговых местообитаниях вид встречается и в других частях ареала. В долине р. Вьер в окрестностях г. Пшемысля в Польше *F. meleagris* произрастает на лугах Molinietalia coeruleae. Еще в начале века вид произрастал там в пойменных лесах, которые теперь вырублены и замещены лугами (Piórecki, 1988).

В Румынии *F. meleagris* приурочен к влажным лесам ассоциаций Querceto (robori) – Carpinetum, Populeto-Ulmetum и к кустарниковым зарослям вдоль рек (Corneanu, Popescu, 1981).

К пойменным лесам приурочены местообитания вида в России. Вблизи пос. Протвино в 15 км от г. Серпухова Московской обл. популяция *F. meleagris* занимает участки мелколиственного леса, образованного *Betula pendula* Roth., а в 10 км от упомянутого местонахождения — у д. Каменки в Жуковском р-не Калужской обл. — она отмечена в смешанном лесу на берегу р. Протвы (Ростов, 1973; Гомозова, 1976; Вахрамеева, 1983, и др.).

В лесах Alno-Padion, Carpinion и Querceto-Fagatae и к лугам Molinio-Arrhenatheretae приурочены местонахождения вида в Германии (Hollmann, 1972).

Таким образом, *F. meleagris* первоначально был связан с пойменными лесами, а после их истребления и замещения лугами адаптировался к луговой растительности.

Поскольку *F. meleagris* ценотически связан с пойменными лесами и лугами, его ареал является ленточным. На детальных картосхемах распространения вида во Франции, странах Центральной Европы, Нидерландах, Словении, приведенных в работе H. Hollmann (1972), четко прослеживаются приуроченность вида к долинам рек и, следовательно, ленточная структура ареала вида. Эта закономерность наблюдается и на Украине. Первоначально популяции вида отличались большей протяженностью и непрерывностью в направлениях вдоль рек. В прошлом вдоль Днестра от г. Николаева Львовской обл. до г. Хотин Черновицкой обл. существовала одна популяция вида. Под воздействием осушительных мелиораций и распашки пойменных земель произошла фрагментация ленточной популяции на локальные. Процесс распада ленточных популяций вида происходит в бассейне р. Тисы, о чем свидетельствует исчезновение 4 местонахождений (Андрик, Крічфалушій, 1994). Как уже указывалось, вид полностью исчез из состава флоры Левобережной Украины. Очевидно, именно воздействие антропогенных факторов привело к таким большим дизъюнкциям ареала вида на Украине.

Фрагментация популяций *F. meleagris* и полное их уничтожение под воздействием антропогенных факторов происходит и в других частях ареала. Исчезло местонахождение на берегу оз. Лиепаяс (Абеле, 1983). Еще в 1960-е годы исчезли многочисленные популяции *F. meleagris* на северо-западе Польши, а на юго-востоке страны от обширной ленточной популяции, тянувшейся на 30 км вдоль р. Сян, сохранились лишь небольшие фрагменты в окрестностях г. Пшемысля (Polska..., 1993). Сохранились лишь отдельные локальные популяции вида на севере Франции, где он ранее не

Численность и возрастная структура популяций *Fritillaria meleagris* на Украине

Местонахождение	Сообщества	Число особей на 1 м^2						Всего особей
		g		im + v		j		
		шт.	%	шт.	%	шт.	%	
Львовская обл., Николаевский р-н, окр. с. Розвадов, пойма р. Днестр	Пойменные луга	20	36	25	45	10	18	55
Житомирская обл., Ружинский р-н, окр. с. Голубивка, пойма р. Роставицы	Ясеневый лес	5	10	32	45	32	45	69
Там же	Ясенево-дубовые культуры	10	25	20	50	10	25	40
Киевская обл., окр. пос. Ракитно, пойма р. Рось	Ольховый лес	10	16.7	20	33.3	30	50	60

был редким (Conservatoire..., 1992). Национальным хранилищем генофонда растений в г. Байель (Франция) разработана программа сохранения последних участков лугов с участием *F. meleagris* на севере Франции.

Однако не всегда антропогенные изменения природной среды отрицательно сказываются на состоянии популяций вида. В Англии *F. meleagris* произрастает на орошаемых с помощью ирригационных систем лугах. В настоящее время ирригация во многих местообитаниях вида прекращена. В результате плотность особей в популяциях вида уменьшается (Moor, 1991).

Возрастная структура популяций *F. meleagris* изучалась нами в разных частях ареала на Украине. Этапы онтоморфогенеза вида детально охарактеризованы в работах L. Zhang (1983), J. Piórecki (1988), Р. А. Ротова (1973), М. Г. Вахрамеевой с соавт. (1983), Е. И. Андрик, В. В. Кричфалушия (1994). Поэтому здесь приводим только краткое описание этапов онтогенеза *F. meleagris*.

Проростки (p) состоят из семядольного листика и корешка. К концу вегетационного сезона формируется маленькая луковица из одного низового листка.

Ювенильные растения (j) имеют один зеленый ланцетный лист и образованную одним низовым листом луковицу. Различаются ювенильные растения семенного и вегетативного происхождения. В ювенильном возрастном состоянии растения пребывают 1—2 года.

Имматурные растения (im) состоят из 2—3 ассимилирующих листьев.

Виргинильные растения (v) состоят из 4—5 ассимилирующих листьев.

Генеративные растения (g) имеют 4—6 листьев, цветок. Особи семенного происхождения начинают цветение на 5—7-м году жизни, вегетативного происхождения — на 3—4-м году.

Сенильные растения (s) у *F. meleagris* не выявлены.

Все исследованные в различных ценотических условиях (в естественных лесных и луговых сообществах, в лесных культурфитоценозах) популяции (см. таблицу) имеют высокую численность особей, полночленные спектры онтогенетических состояний, при полной невыраженности постгенеративного возрастного состояния. По спектрам онтогенетических состояний равнинные украинские популяции вида сходны с закарпатскими (Крічфалушій, Андрик, 1995) и подмосковными популяциями (Ротов, 1973; Вахрамеева и др., 1983). У них меньшая по сравнению со шведскими популяциями (Zhang, 1983) плотность, но сходные спектры онтогенетических состояний.

Особый интерес представляют данные о состоянии популяции вида в лесном культурфитоценозе (Мельник, 1993). Формирование популяций вида на вторичных местообитаниях отмечено и в других частях ареала. В Нидерландах сформировались популяции вдоль каналов (Hollmann, 1972), в южной Швеции образовалась многочисленная популяция вида вне пределов естественного ареала (Zhang, 1983). Таким образом, разрушая местообитания и популяции *F. meleagris* в одних местах, человек непроизвольно создает среду для формирования популяций вида в других.

Охрану генофонда *F. meleagris* в естественных местообитаниях нужно сочетать с охраной вида ex situ. Однако на Украине недостаточно обеспечена охрана этого редкого вида и в естественных местообитаниях. Он сохраняется только в Велекодобрянском заповеднике в Мукачевском р-не Закарпатья (Гамор и др., 1994). Необходимо взять под охрану популяции вида в окрестностях сел Тысенка в Ужгородском р-не Закарпатья (Крічфалушій, Андрик, 1995), Розвадов Николаевского р-на Львовской обл., Голубивка Ружинского р-на Житомирской обл. и пос. Ракитно Киевской обл.

Выражаю признательность В. П. Ткачику (Институт экологии Карпат НАН Украины) за содействие в проведении полевых исследований в Львовской обл. и М. Н. Загульскому (Львовский университет) за содействие во время работы в гербарии Львовского университета.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абеле Г. Т. Охраняемые виды растений в долинах рек Латвии // Охрана флоры речных долин в прибалтийских республиках. Рига, 1983. С. 10—14.

Александров Ю. В. Новый вид для флоры Московской области рябчик шахматный (*Fritillaria meleagris*) // Биол. науки. 1971. № 6. С. 84—85.

Андрик Є. Й., Крічфалушій В. В. Біолого-морфологічні особливості *Fritillaria meleagris* (*Liliaceae*) на Притисянській низовині // Укр. бот. журн. 1994. Т. 51. № 6. С. 30—39.

Бордзіловський Є. І. Родина Лілійні — *Liliaceae* Hall. // Флора УРСР. Київ, 1950. Т. 3. С. 61—266.

Вахрамеева М. Г., Никитина С. В., Денисова Л. В. Род рябчик // Биологическая флора Московской области. М., 1983. Вып. 7. С. 83—97.

Гамор Ф. Д., Вайнагій І. В., Антосяк В. М. Стан охорони червонокнижних видів на заповідних територіях Українських Карпат // Укр. бот. журн. 1994. Т. 51. № 6. С. 122—129.

Гомозова И. В. О распространении *Fritillaria meleagris* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81. № 1. С. 144—145.

Курлович Л. Е., Алексеев Ю. Е. Новая находка *Fritillaria meleagris* в Московской области // Вестн. МГУ. Сер. биол. и почв. 1979. № 2. С. 111—112.

Крічфалушій В. В., Андрик Є. Й. Популяційна біологія *Fritillaria meleagris* L. (*Liliaceae*) Притисянської низовини // Укр. бот. журн. 1995. Т. 52. № 1. С. 25—33.

Литвак П. В., Литвак І. П. Нове місцезнаходження *Fritillaria meleagris* L. на Житомирщині // Укр. бот. журн. 1990. Т. 47. № 3. С. 79—81.

Лубягина Н. П., Ершова Э. А. Рябчик шахматный — растение, нуждающееся в охране // Бюл. ГБС. 1989. Вып. 154. С. 30—34.

Мельник В. И. Редкие виды растений в лесных культурфитоценозах Украины и Венгрии // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 10. С. 72—78.

Ротов Р. А. Рябчик шахматный (*Fritillaria meleagris* L.) в Московской области // Бюл. ГБС. 1973. Вып. 90. С. 27.

Червона книга України. Рослинний світ. Київ, 1996. 608 с.

Beschermde Planten en Dieren. Amsterdam, 1991. 8 S.

Bujorean G., Grigore S. Fritillaria meleagris L. si ochrotirea el // Ochrotirea naturii. 1965. N 1. S. 61—68.

Conservatoire Botanique National de Bailleul. Paris, 1992. 8 p.

Corneanu G. G., Popesku G. G. Distributional and anatomical studies on *Fritillaria* (*Liliaceae*) in Romania // Willdenowia. 1981. T. 11. N 2. P. 307—316.

Csapody J. Védett növenyeink. Budapest, 1982. 349 S.

Hollmann H. Verbeitung und Soziologie der Schachblume *Fritillaria meleagris*. Hamburg; Berlin, 1972. 82 S.

Landolt E. Rote List. Gefährung der Farn und Blütenpflanzen in der Schweiz. Bern, 1991. 185 S.

Latvijas PSR Sarkanā gramata. Retás un iznikstošas dzinieku un augu sugas. Riga, 1985. 527 S.

Liepina L. Rútainas Fritillarijas (*Fritillaria meleagris* L.) biotipi un to ekologisko apsaklu raksturojums // Latvijas Lausaimniečibas Akademijas rausti. 1967. T. 18. S. 265—270.

Moor D. M. Les trésors de la végetation. Amsterdam, 1991. 256 p.

Németh F., Serélyes T. Save the wild flowers. Some rarities growing in Hungary. Budapest, 1990. 127 p.

Piórecki J. Łaki uroczyska «Dlugoloza» pod Przemyslem z *Fritillaria meleagris* L. (rezerwat szachownicy kostkowatej) // Rocznik Przemyski. 1988. T. 24-25. S. 361—374.

Polska czerwona ksiega roślin. Krakóv, 1993. 310 S.

Randuska D., Krizo M. Chranené rastliny. Bratislava, 1986. 432 S.

Rix E. M. Fritillaria // Flora Europea. Cambridge, 1980. Vol. 5. P. 31—34.

Sukopp H., Trautmann W., Korneck D. Auswertung der Roten Liste gefähdete Forn und Blütenpflanzen in der Bundesrepublic Deutschland für den Arten- und Biotopschutz. Bonn, 1978. 138 S.

Zhang L. Vegetation ecology and population biology of *Fritillaria meleagris* at the Kangsangen Nature Reserve, Eastern Sueden // Acta Phytogeographica Suecica. 1983. T. 73. P. 1—96.

Центральный ботанический сад
им. Н. Н. Гришко НАН Украины
Киев

Получено 8 XII 1997

SUMMARY

The distribution, ecological and coenotical conditions of habitats and the structure of the populations of the rare species of the flora of Ukraine *Fritillaria meleagris* L. (*Liliaceae*) were determined. Recommendations how to improve the network of protected areas in Ukraine are given.

УДК 581.4 : 582.675.1 (571.51)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 8

© И. Е. Самосенко, М. А. Шемберг

СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *ANEMONE BAIKALENSIS* (*RANUNCULACEAE*) В ЗАПАДНОМ САЯНЕ

I. E. SAMOSENKO, M. A. SHEMBERG. THE STATE OF THE *ANEMONE BAIKALENSIS* (*RANUNCULACEAE*) COENOPOPULATIONS IN THE WEST SAYAN MOUNTAINS

Проведена оценка изменчивости и взаимосвязи вегетативных признаков, численности особей, показателей биологической продуктивности в 6 ценопопуляциях *Anemone baikalensis* в черневых лесах Западного Саяна. Установлены характер и особенности влияния вырубок древесного полога на состояние ценопопуляций.

Ключевые слова: *Anemone baikalensis*, Западный Саян, ценопопуляции.

Ветреница байкальская *Anemone baikalensis* Turcz. ex Ledeb. — неморальный реликт, саяно-байкальский эндемик, редкий вид (Дикорастущие..., 1975; Редкие..., 1980; Красная книга СССР, 1984; Красная книга РСФСР, 1988), с узким и разорванным ареалом. Известны 2 изолированных местонахождения: одно из них находится на южном берегу оз. Байкал, другое — на юге Красноярского края в горах Западного Саяна. До настоящего времени *A. baikalensis* остается слабоизученным видом, особенно его западносаянские популяции. В литературе данные по состоянию ценопопуляций *A. baikalensis* приводятся только по байкальской части ареала (Дутина и др., 1986; Глызин, 1989).

Наши исследования проводились в северо-восточной части Западного Саяна (Ермаковский р-н Красноярского края). По типу высотной поясности район исследований отнесен Д. И. Назимовой (1980) к Джебашско-Амыльскому округу черневых и горно-таежных пихтовых и кедрово-пихтовых лесов северной Алтае-Саянской лесорастительной области. *A. baikalensis* является характерным элементом черневых лесов, часто доминирует в травяно-кустарничковом ярусе. В последние годы черневые леса интенсивно вырубаются, что представляет угрозу для сохранения вида.

Целью наших исследований явилось изучение влияния вырубок различного возраста на состояние ценопопуляций ветреницы байкальской.

Материал и методика

Исследовали 6 ценопопуляций *Anemone baikalensis.*

Ценопопуляция 1 находится в осиннике крупнотравно-широкотравном (предгорная часть северного мегасклона Западного Саяна, хр. Веховой). Состав древостоя 90с1К, сомкнутость крон — 0.6—0.7. В подлеске встречаются *Padus avium* Mill., *Viburnum opulus* L., *Salix caprea* L., *Ribes nigrum* L. В травяном ярусе обильно представлены *Brunnera sibirica* Stev., *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth., *Aconitum septentrionale* Koelle, *Heracleum dissectum* Ledeb., *Stellaria bungeana* Fenzl. *Anemone baikalensis* является одним из доминантов с проективным покрытием 80%.

Ценопопуляция 2 расположена на 2-летней вырубке осинника крупнотравно-широкотравного (рубка 1995 г.). Древостой и подлесок полностью отсутствуют. Травяной ярус распределен неравномерно, доминируют *Matteuccia struthiopteris, Brunnera sibirica, Athyrium filix-femina, Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin., *Aconitum septentrionale. Anemone baikalensis* имеет проективное покрытие 40%.

Ценопопуляция 3 находится в пихтарнике крупнотравно-папоротниково-ветреницевом (хр. Кулумыс, бассейн р. Белая, система р. Большой Кебеж). Состав древостоя — 9П1К, сомкнутость крон — 0.6—0.8. Подлесок не выражен. Изредка встречаются *Sorbus sibirica* Hedl., *Ribes atropurpureum* C. A. Mey., *Rubus idaeus* L. В травяном ярусе обильно представлены *Anemone baikalensis, Aconitum septentrionale, Athyrium filix-femina, Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn ex Decken., *Brunnera sibirica.* Проективное покрытие *Anemone baikalensis* составляет 70%.

Ценопопуляция 4 расположена на 10-летней вырубке пихтарника крупнотравно-папоротниково-ветреницевого (рубка 1985 г.). Древостой отсутствует, подлесок представлен *Sambucus sibirica* Nakai, *Salix caprea, Sorbus sibirica.* В подросте встречается осина. В травяном ярусе доминантами являются *Calamagrostis langsdorffii, Brunnera sibirica, Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. и *Anemone baikalensis* (с проективным покрытием 10%).

Ценопопуляция 5 находится в пихтарнике щитовниково-ветреницевом (бассейн р. Чебижек, система р. Большой Кебеж). Это разновозрастный, перестойный пихтарник с сомкнутостью крон 0.7—0.8 и составом древостоя 9П1К. Ярус подлеска практически не выражен, не сомкнут. Единично или мелкими группами встречаются *Sambucus sibirica, Sorbus sibirica, Ribes nigrum.* Абсолютным доминантом травяного яруса является *Anemone baikalensis* с проективным покрытием 80%, образующий почти сплошной ковер. Реже встречаются *Dryopteris expansa* (C. Presl.) Fraser-Jenkins et Jermy, *Athyrium filix-femina, Calamagrostis obtusata* Trin.

Ценопопуляция 6 находится на сплошной вырубке пихтарника 1975 г. Древостой практически отсутствует. Встречается единичный подрост *Abies sibirica* Ledeb., *Pinus sibirica* Du Tour., а также *Sambucus sibirica, Salix caprea.* Из-за большого проективного покрытия травяного яруса (95%) наблюдается слабое возобновление древостоя. В травостое доминируют *Calamagrostis langsdorffii* и *C. obtusata. Anemone baikalensis* (проективное покрытие 20%) чувствует себя угнетенно и встречается в небольшом количестве, что связано, видимо, с изменением экологических факторов на вырубке и с появлением в большом обилии более конкурентоспособных в данных условиях видов, таких как *Calamagrostis langsdorffii* и *C. obtusata.*

При оценке состояния ценопопуляций *Anemone baikalensis* в естественных и нарушенных местообитаниях определяли численность особей вида в сообществах, оценивали изменчивость и взаимосвязь вегетативных признаков, а также некоторые показатели продуктивности вида.

В оценку изменчивости морфологических признаков и их взаимосвязи включены размеры вегетативных органов растения, приводимые в качестве диагностических для определения вида во «Флоре СССР» (Юзепчук, 1937) и «Флоре Средней Сибири» (Попов, 1957), а также ряд некоторых относительных параметров: длина черешка прикорневого листа (x_1), длина стебля (x_2), средняя длина цветоноса (x_3), ширина обертки из стеблевых листьев (x_4), длина обертки (x_5), отношение $x_4 : x_5$ (x_6), число цветоносов на одном растении (x_7), средний диаметр цветка (x_8), ширина прикорневого листа (x_9), длина прикорневого листа (x_{10}), отношение $x_9 : x_{10}$ (x_{11}), глубина выреза центрального сегмента прикорневого листа (x_{12}), длина центрального сегмента (x_{13}), отношение $x_{12} : x_{13}$ (x_{14}), глубина выреза бокового сегмента прикорневого листа (x_{15}), длина бокового сегмента (x_{16}), отношение $x_{15} : x_{16}$ (x_{17}), число зубчиков на центральном сегменте (x_{18}). Измерения проводили на 30 генеративных особях, отобранных в каждой ценопопуляции методом случайных выборок. Так как *A. baikalensis* размножается преимущественно вегетативно, то достаточно трудно выделить отдельную особь. Согласно Т. А. Работнову (1950), особью мы считали самостоятельный, пространственно ограниченный от других побег, имеющий собственную корневую систему и включающий стебель с цветоносами и 1—2 прикорневых листа.

Данные обрабатывали с помощью пакета прикладных статистических программ «Statgraphics 3.0». Коэффициент различия $t > 1.98$ при уровне достоверности 0.95 указывает на существование достоверных различий исследуемых признаков *A. baikalensis* в зависимости от местообитаний. Взаимосвязь признаков определяли по методу корреляционных плеяд П. В. Терентьева (1959) с последующим построением корреляционных дендритов способом «максимального корреляционного пути» (Шмидт, 1984).

Количество устьиц на 1 мм^2 и размеры замыкающих клеток подсчитывали в 5 полях зрения с помощью окуляр-микрометра.

Показатели семенной продуктивности определяли по методикам Работнова (1950) и Г. П. Дюрягиной, М. М. Ивановой (1985). Замеряли следующие параметры: число цветоносов, количество завязавшихся семян на соплодие, реальную семенную продуктивность (количество полноценных семян на генеративный побег), потенциальную семенную продуктивность (количество семяпочек на генеративный побег), коэффициент семенификации.

Результаты и их обсуждение

Измерение вегетативных органов *A. baikalensis* из различных ценопопуляций показало, что наибольших размеров они достигают в пихтарнике щитовниково-ветреницевом (ценопопуляция 5) и осиннике крупнотравно-широкотравном (ценопопуляция 1) (табл. 1). Сравнение признаков растений в естественных местообитаниях и на вырубках позволило выявить достоверные различия по 14 из 18 признаков между ценопопуляциями 1 и 2. Ценопопуляции 3 и 4 отличаются по 6 признакам, а ценопопуляции 5 и 6 — по 15. На вырубках отмечается уменьшение параметров вегетативных частей растений, таких как размеры стеблевых и прикорневого листьев, длины сегментов и осевых органов. Относительные признаки (x_6, x_{11}, x_{14}, x_{17}) не имеют четких различий между изучаемыми ценопопуляциями.

Наибольшая изменчивость исследуемых признаков, о которой свидетельствуют значения коэффициента вариации (C, %), отмечается в нарушенных местообитаниях. Это можно объяснить не только изменением экологических факторов, но и неоднородным распределением травянистой растительности по территории вырубок. *A. baikalensis*, встречающийся в нижнем подъярусе под *Chamaenerion angustifolium* и крупными папоротниками (*Dryopteris expansa*, *Athyrium filix-femina*, *Matteuccia struthiopteris*), имеет бóльшие размеры по сравнению с растениями открытых участков.

Оценка взаимозависимости вегетативных признаков *Anemone baikalensis* показывает, что в ненарушенных местообитаниях общее количество достоверных положительных корреляционных связей варьирует от 34 до 48 ($r > 0.36$ при уровне достоверности $P = 0.95$), а число сильных из них ($r > 0.7$) не превышает 14 (табл. 2). На корреляционных дендритах ценопопуляций 1, 3, 5 четко выделяется плеяда размеров прикорневого листа (ширина и длина прикорневого листа, размеры центрального и бокового сегментов), члены которой связаны сильной положительной связью (в качестве примера на рис. 1 приведен корреляционный дендрит ценопопуляции 5). Центральное положение в плеядах данного типа обычно занимают такие признаки,

ТАБЛИЦА 1

Изменчивость морфометрических признаков *Anemone baikalensis* в естественных местообитаниях и на вырубках

Номер ценопопуляции	lim	*M*	*m*	*C*, %	*t*				
					2	3	4	5	6
			Длина черешка прикорневого листа, см (x_1)						
1	26.6—37.2	31.55	0.43	7.49	7.26	6.03	7.82	0.33	10.48
2	7.0—38.6	21.75	1.28	32.23		4.31	0.97	6.99	0.71
3	20.5—32.0	27.64	0.48	9.59			4.02	5.11	6.59
4	15.5—33.6	23.3	0.96	23.48				7.3	1.99
5	25.5—40.1	31.81	0.66	11.32					9.69
6	10.2—30.4	20.61	0.95	25.23					
			Длина стебля, см (x_2)						
1	26.6—42.1	34.55	0.72	11.37	7.75	5.31	9.46	0.09	10.16
2	13.1—40.1	23.79	1.19	27.41		4.52	0.01	7.76	1.34
3	20.1—34.7	29.73	0.56	10.29			5.69	5.32	6.8
4	15.9—4.0	23.77	0.89	20.4				9.44	1.53
5	27.5—42.7	34.64	0.74	11.63					10.15
6	9.4—31.5	21.67	1.04	26.44					
			Ширина прикорневого листа, см (x_9)						
1	13.2—19.1	16.45	0.29	9.54	11.22	7.76	7.42	1.66	10.61
2	6.5—15.2	10.53	0.44	22.98		3.3	2.25	11.9	0.79
3	9.1—18.0	12.53	0.42	18.12			0.71	8.65	3.76
4	7.5—19.5	12.06	0.52	23.47				8.27	2.79
5	14.4—22.0	17.19	0.34	10.94					11.31
6	4.6—16.9	9.98	0.54	29.46					
			Длина прикорневого листа, см (x_{10})						
1	10.7—16.0	13.14	0.24	9.97	12.09	7.56	7.92	1.11	10.62
2	5.6—13.0	8.12	0.34	22.91		3.4	1.91	12.27	0.38
3	6.8—15.1	9.82	0.37	20.47			1.12	8.02	3.38
4	5.4—14.4	9.18	0.44	26.14				8.36	2.07
5	10.1—18.2	13.55	0.28	11.51					10.93
6	4.0—13.3	7.91	0.43	29.84					
			Длина центрального сегмента прикорневого листа, см (x_{13})						
1	6.5—10.5	8.23	0.18	11.79	9.04	5.7	5.5	2.82	8.42
2	3.4—7.7	5.63	0.23	22.02		3.15	1.94	11.19	0.89
3	5.1—9.6	6.63	0.22	18.1			0.75	8.02	3.57
4	3.9—9.4	6.35	0.41	25.19				7.47	2.51
5	7.0—11.0	8.97	0.19	11.82					10.28
6	2.6—9.8	5.3	0.3	30.94					
			Число устьиц на 1 мм^2						
1	19.70—39.39	28.41	0.85	16.44	4.14	0.5	7.79	1.37	8.95
2	21.82—50.6	33.97	1.03	16.59		3.39	3.92	5.66	5.78
3	17.27—38.2	29.07	1.01	18.95			6.95	1.77	8.28
4	29.09—59.1	40.36	1.28	17.32				9.25	2.38
5	20.90—34.85	26.9	0.7	14.28					10.08
6	26.97—62.42	45.43	1.7	20.49					

Примечание к табл. 1 и 3. lim — пределы варьирования признака, *M* — среднее арифметическое, *m* — ошибка среднего арифметического, *C* — коэффициент вариации, *t* — критерий достоверности различий между признаками.

ТАБЛИЦА 2

Корреляционная структура ценопопуляций *Anemone baikalensis*

Номер ценопопуляции	Количество статистически достоверных связей				R
	общее количество связей	сильные связи $r \geqslant 0.7$	средние связи $0.7 \geqslant r \geqslant 0.5$	слабые связи $0.5 \geqslant r \geqslant 0.36$	
1	48	8	17	23	31.37
2	80	38	26	16	52.29
3	34	12	8	14	22.22
4	76	29	32	15	49.67
5	44	14	16	14	28.76
6	91	37	40	14	59.48

Примечание. R — процент достоверных корреляционных связей от общего количества рассматриваемых, r — коэффициент корреляции.

как x_{10}, x_{16}. Также наиболее скоррелированы размеры стеблевого листа (x_4 и x_5), образующие плеяду второго типа, которая имеет связь средней силы с двучленной плеядой размеров осевых органов — длиной черешка прикорневого листа (x_1) и длиной стебля (x_2).

В нарушенных местообитаниях, несмотря на разный возраст вырубок, прослеживается сходство в характере скоррелированности морфометрических признаков *A. baikalensis*. Общее количество статистически достоверных связей между изучаемыми признаками высокое — 76—91 (это составляет 50—59 % от возможного их числа), а число сильных положительных связей колеблется от 29 до 38. В данных местообитаниях выделение отдельных плеяд на корреляционном дендрите (показан на примере ценопопуляции 2) не представляется возможным (рис. 2). Здесь плеядообразователи — параметры прикорневого и стеблевого листьев, длина осевых органов, а также ряд относительных признаков тесно скоррелированы друг с другом.

При подсчете количества устьиц выявлено, что в естественных местообитаниях их число составляет 27—29 шт. на 1 мм^2 при длине и ширине замыкающих клеток 65.4 и 43.3 мкм соответственно (табл. 1). Увеличение количества устьиц и уменьшение размеров замыкающих клеток наблюдается у растений *A. baikalensis* уже на 2-й год после вырубки. Это, видимо, связано с резким увеличением освещенности (в естественных местообитаниях вид доминирует в травяно-кустарничковом ярусе и имеет наибольшую жизненность при сомкнутости крон древостоя 0.6—0.8) и быстрой адаптацией растений вида к воздействию неблагоприятных факторов. Если в дальнейшем на вырубке не идет процесс возобновления древостоя, то количество устьиц

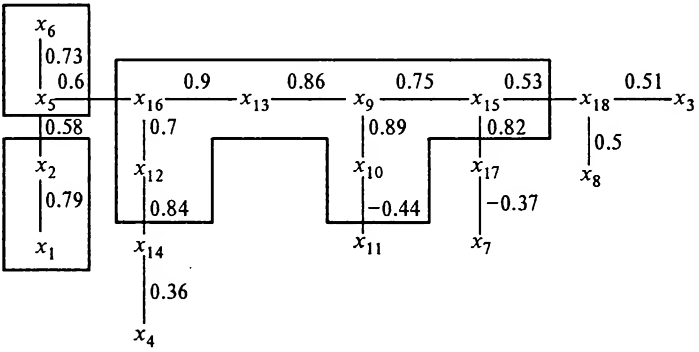


Рис. 1. Корреляционный дендрит вегетативных признаков *Anemone baikalensis* из ценопопуляции 5 (пихтарник щитовниково-ветреницевый).

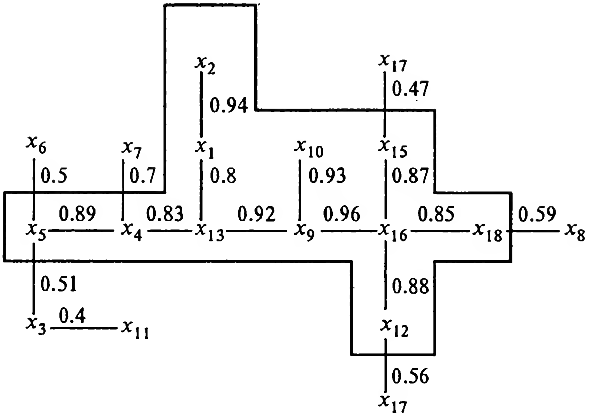


Рис. 2. Корреляционный дендрит морфометрических признаков растений *Anemone baikalensis* из ценопопуляции 2 (вырубка осинника 1995 г.).

продолжает увеличиваться. Так, максимальное их число наблюдается у растений на 22-летней вырубке — 45.4 шт. на 1 мм^2.

Показатели семенной продуктивности вида также различаются в естественных местообитаниях и на вырубках (табл. 3). Наиболее благоприятные условия для семенного размножения создаются под пологом пихтарника щитовниково-ветреницевого, где наблюдаются наибольшие показатели реальной и потенциальной семенной продуктивности, количества семян на соплодие и коэффициент семенификации. Близкие показатели продуктивности отмечены в осиннике крупнотравно-широкотравном и пихтарнике крупнотравно-папоротниково-ветреницевом. На вырубках наблюдается снижение всех названных параметров уже на 2-й год, хотя потенциальная семенная продуктивность еще практически не изменилась по сравнению с исходным типом леса. На 22-летней вырубке пихтарника щитовниково-ветреницевого в результате меньшего количества цветоносов на генеративный побег и незначительного количества семян на соплодие показатели семенной продуктивности значительно снижены.

Проведенный анализ состояния ценопопуляций *A. baikalensis* показал, что на сплошных вырубках пихтовых и осиновых лесов крупнотравно-широкотравной и папоротниково-широкотравной групп в северо-восточной части Западного Саяна отмечается резкое снижение численности особей, уменьшение параметров вегетативных органов и показателей семенной продуктивности уже на 2-й год после вырубки. Далее при отсутствии возобновления древостоя и господстве в травяно-кустарничковом ярусе вейников наблюдается дальнейшее снижение жизненности вида в нарушенных местообитаниях. Кроме того, установлено увеличение изменчивости морфометрических признаков, что свидетельствует не только об изменении экологических условий, но и является результатом неоднородного распределения травянистой растительности по площади вырубок.

Существенным образом различается и характер скоррелированности морфометрических признаков растений *A. baikalensis* из естественных и нарушенных местообитаний. В коренных сообществах наблюдается сравнительно невысокий уровень сопряженности признаков (22—31 % статистически достоверных связей от общего числа рассматриваемых), тогда как антропогенно-нарушенные местообитания характеризуются высоким уровнем скоррелированности (50—59 %) вегетативных признаков *A. baikalensis.*

Таким образом, к числу антропогенных факторов, лимитирующих распространение вида, следует отнести сплошные вырубки, интенсивно проводимые на исследуемой территории, а не только выпас скота и сбор ветреницы на букеты, как указано в «Красной книге РСФСР» (1988). Сохранить популяции ветреницы байкальской и

ТАБЛИЦА 3

Показатели семенной продуктивности *Anemone baikalensis*

Номер ценопопуляции	lim	*M*	*m*	*C*, %	*t*				
					2	3	4	5	6
Количество цветоносов, шт.									
1	1—4	2.47	0.14	31.58	1.56	2.55	4.95	2.05	6.8
2	1—3	2.17	0.13	32.26		0.69	3.46	0.22	5.39
3	1—3	2.07	0.07	17.87			3.81	0.64	6.66
4	1—3	1.6	0.1	35.0				4.11	1.97
5	1—3	2.13	0.08	20.18					6.77
6	1—2	1.33	0.09	36.09					
Количество плодов на соплодие, шт.									
1	3—10	6.3	0.36	31.59	6.42	0.82	3.49	2.56	5.99
2	0—7	3.13	0.34	58.47		4.51	1.07	7.12	0.31
3	1—11	5.8	0.48	46.03			2.56	2.97	4.39
4	0—12	3.87	0.6	84.5				4.97	1.23
5	2—16	8.13	0.62	41.57					6.91
6	0—8	2.97	0.42	77.78					
Реальная семенная продуктивность, шт.									
1	4—18	9.4	0.63	36.7	5.41	0.89	3.01	4.38	6.99
2	0—12	5.23	0.44	46.46		4.99	0.86	8.96	2.31
3	3—27	10.4	0.94	49.23			3.31	2.93	6.29
4	0—16	6.1	0.9	80.66				6.38	2.36
5	4—24	14.2	0.9	34.65					10.12
6	0—12	3.63	0.53	80.44					
Потенциальная семенная продуктивность, шт.									
1	10—36	20.33	1.36	36.69	0.39	0.97	1.07	3.02	3.12
2	10—41	21.07	1.27	33.1		0.61	1.43	2.72	3.74
3	7—37	22.2	1.35	33.37			1.9	2.04	4.29
4	5—36	17.93	1.79	54.6				3.65	1.35
5	10—40	26.03	1.31	27.58					6.79
6	9—30	15.23	0.9	32.44					
Коэффициент семенификации, %									
1	24—71	48.47	2.21	25	7.69	0.45	3.68	1.26	5.29
2	0—50	24.77	2.1	47.24		6.27	1.77	8.18	0.91
3	9—79	46.87	2.8	31.91			3.0	1.55	4.45
4	0—64	32.41	3.76	65.63				4.43	0.86
5	5—81	52.87	2.68	27.8					5.99
6	0—60	28.21	3.12	60.62					

других редких, реликтовых видов, произрастающих в черневых лесах Западного Саяна, помогло бы создание заказника на данной территории.

Состояние ценопопуляций *Anemone baikalensis* в осиновых и пихтовых лесах может быть принято в качестве эталонного и в дальнейшем использоваться для оценки влияния антропогенного фактора на состояние данного вида в других местообитаниях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дутина О. П., Малышев Л. И., Алянская Н. С. и др. Ветреница байкальская // Биологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск, 1986. С. 256.

Дюрягина Г. П., Иванова М. М. Характеристика ценопопуляций редких видов флоры Бурятии // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 11. С. 1529—1538.

Глызин А. В. Состояние ценопопуляций ветреницы байкальской (*Anemone baikalensis* Turcz. ex Ledeb.) в растительных сообществах юго-восточного Прибайкалья // Климат и растительность Южного Прибайкалья. Новосибирск, 1989. С. 22—30.

Дикорастущие растения флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л., 1975. 204 с.

Красная книга РСФСР: Растения. М., 1988. 591 с.

Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. М., 1984. 480 с.

Назимова Д. И. Алтае-Саянская горная лесорастительная область // Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск, 1980. С. 26—148.

Попов М. Г. Флора Средней Сибири. М.; Л., 1957. Т. 1. 555 с.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Геоботаника. М.; Л., 1950. Т. 4. С. 70—204.

Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск, 1980. 224 с.

Терентьев П. В. Метод корреляционных плеяд // Вестн. ЛГУ. 1959. № 9. С. 137—141.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.

Юзепчук С. В. Род *Anemone* L. // Флора СССР. М.; Л., 1937. Т. 37. С. 236—282.

Красноярский государственный университет
Красноярский государственный
аграрный университет

Получено 16 XII 1997

SUMMARY

An assessment of the state of the six *Anemone baikalensis* coenopopulations was made. We received data on the variation and interactions of morphological parameters, biological productivity and number of plants which are growing in the natural and anthropogenic locations. Deforrestation of *Populus tremula* and *Abies sibirica* forests has negative influence on the state of the *Anemone baikalensis* coenopopulations.

УДК 581.845 : 581.522.5 : 581.036

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 8

© Е. А. Мирославов, Е. М. Бармичева, Н. К. Котеева

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ХЛОРОПЛАСТОВ РАННЕВЕСЕННИХ ЭФЕМЕРОИДОВ (НА ПРИМЕРЕ *CORYDALIS BRACTEATA, FUMARIACEAE*)

E. A. MIROSLAVOV, K. M. BARMICHEVA, N. K. KOTEYEVA. THE FEATURES OF CHLOROPLAST STRUCTURE IN EARLY-SPRING VEGETATING EPHEMEROIDS (WITH SPECIAL REFERENCE TO *CORYDALIS BRACTEATA, FUMARIACEAE*)

Проведено сравнительное изучение структуры хлоропластов мезофилла ранневесеннего эфемероида *Corydalis bracteata* и вегетирующего в летнее время вида *C. ochotensis*. Показано, что хлоропласты *C. bracteata* имеют меньшее число тилакоидов в гранах и меньшую величину отношения парциального объема гран к парциальному объему стромы, чем хлоропласты *C. ochotensis*. Таким образом, хлоропласты *C. bracteata* имеют более «световой» тип строения, чем хлоропласты *C. ochotensis*. При перенесении *C. bracteata* из парка в оранжерею хлоропласты приобретают более «теневой» тип строения. На основании полученных данных и анализа литературы «световой» тип строения хлоропласта характеризуется как адаптивный не только к свету, но и к пониженной температуре.

Ключевые слова: адаптация, температура, ранневесенние эфемероиды, хлоропласты.

Сведения о субмикроскопическом строении хлоропластов ранневесенних эфемероидов еще крайне ограничены. Насколько нам известно, имеются лишь 2 работы, посвященные данной теме (Горышина, Лаверычева, 1980; Лаверычева, 1983). Авторы этих исследований показали, что у ранневесенних эфемероидов и длительно вегетирующих сезонно-гетерофильных видов ранней весной хлоропласты имеют «световой» тип строения. В это время листья древесных растений еще не полностью сформированы и под полог леса проникает много света. После того как листья древесных растений закончат рост, интенсивность света резко снизится. Хлоропласты листьев летней генерации у длительно вегетирующих растений имеют «теневой» тип строения. И. Г. Лаверычева и Т. К. Горышина приходят к вполне обоснованному заключению о ведущей роли света в формировании типа хлоропласта в данном случае. Следует, однако, обратить внимание на такое обстоятельство. Вполне очевидно, что одним из ведущих экологических факторов ранней весной является пониженная температура. Возникает вопрос: оказывает ли влияние холод на строение хлоропластов ранневесенних эфемероидов, и если да, то какое адаптивное значение могут иметь такие изменения? В попытке ответить на этот сложный вопрос нами было проведено настоящее исследование.

Материал и методика

В качестве объектов исследования выбраны ранневесенний эфемероид *Corydalis bracteata* (Steph.) Pers. и вегетирующий в летнее время *C. ochotensis* Turcz. Изучали особи этих видов, произрастающие в парке Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (Санкт-Петербург) на открытом месте (фиксация 29 IV 1997 и 5 VIII 1997 соответственно), и особи *C. bracteata*, за 7 сут до цветения перенесенные из открытого грунта в оранжерею (фиксация 14 V 1998; необходимо отметить, что весна 1998 г. была более поздней). Для изучения брали листья срединной формации у цветущих растений. Высечки из средней части листа фиксировали раствором формглутаральдегида в фосфатном буфере с постфиксацией в 2%-ном растворе OsO_4. После стандартной процедуры обезвоживания в серии спиртов и ацетонов материал заливали в смесь эпона 812 и аралдита М. Срезы получали на ультратоме Ultracut-E, окрашивали цитратом свинца и просматривали в электронном микроскопе Hitachi H-600 (Япония). Размеры хлоропластов клеток хлоренхимы листа (длина продольной и поперечной оси, площадь среза хлоропластов) определяли с помощью компьютерной программы анализа изображения ImageTool. Количество измерений 25—30. Парциальный объем структурных элементов хлоропласта определяли методом сеток случайного шага, подробно описанным в работе А. М. Силаевой и А. В. Силаева (1979). Площади структурных элементов хлоропласта вычисляли, исходя из площади среза пластиды и процента площади того или иного структурного элемента, занимаемой им на срезе хлоропласта (парциальный объем).

Результаты

Форма и размеры хлоропластов (см. таблицу-вклейку, *1*, *2*) изученных растений довольно близки (табл. 1). У *C. ochotensis* величина отношения длины продольной оси пластиды к поперечной несколько меньше, чем у хлоропластов *C. bracteata*, т. е. хлоропласты последнего сильнее уплощены, чем у первого. Хлоропласты *C. ochotensis* имеют и бóльшую площадь поперечного сечения (табл. 1), а следовательно, и больший объем. Следует, однако, обратить внимание на то, что в пластидах *C. ochotensis* образуются крупные крахмальные зерна (см. таблицу-вклейку, *2*). Их объем составляет 1/3 часть общего объема хлоропласта (табл. 1). У *C. bracteata*, взятого ранней весной в парке, парциальный объем крахмальных зерен в хлоропластах примерно на порядок ниже по сравнению с *C. ochotensis*, т. е. в этом случае за счет крахмальных зерен размеры пластиды увеличиваются гораздо меньше. В то же время при более или менее одинаковых размерах хлоропластов площадь, занимаемая стромой, а следовательно, и ее объем у *C. bracteata*, растущего в парке, более чем в 2 раза превышает площадь стромы *C. ochotensis*. Хлоропласты *C. bracteata*, перенесенного в оранжерею, в этом отношении занимают промежуточное положение (табл. 1; см. таблицу-вклейку, *3*).

Существенные различия выявляются и в строении тилакоидной системы. Хлоропласты *C. bracteata*, произрастающего в парке, имеют граны, состоящие из небольшого числа тилакоидов (см. таблицу-вклейку, *1*), примерно 2/3 из них содержат 2—3 тилакоида. Крупные граны (7—12 тилакоидов) практически отсутствуют, их около 3 % от числа гран на срезе хлоропласта (табл. 2). Граны хлоропластов *C. ochotensis* гораздо крупнее. Процент мелких гран (2—3 тилакоида) невелик (табл. 2), более крупные (4—12 тилакоидов) составляют основное количество (около 60 %) гран. Встречаются и граны, состоящие из 13—20 и даже большего числа тилакоидов. Абсолютный объем гран практически такой же, как и у хохлатки, произрастающей в парке (табл. 1).

Для сравнительной характеристики структуры хлоропласта важна и величина отношения парциального объема гран к строме. У *C. bracteata* (парк) она гораздо ниже, чем у *C. ochotensis* (табл. 1).

Значительные различия обнаруживаются в размерах и парциальных объемах пластоглобул. У *C. ochotensis* они крупнее, чем у *C. bracteata*, произрастающего в открытом грунте (см. таблицу-вклейку, *1*, *2*). Соответственно и их парциальный объем и площадь сечений у первого выше, чем у второго (табл. 1).

При сборе и фиксации материала нами были обнаружены экземпляры *C. bracteata*, цветущего еще в конце мая (29 V 1997). Морфометрической обработки структурных элементов хлоропластов этих растений не проводилось. Однако даже по фотографиям срезов пластид видно, что они довольно сходны по своему строению с хлоропластами *C. ochotensis* (см. таблицу-вклейку, *4*).

Обсуждение

Как показывает анализ полученных данных, хлоропласты *C. bracteata* существенно отличаются по своему строению от хлоропластов *C. ochotensis*. У первого вида они имеют менее развитые граны, больший парциальный объем стромы, меньшую величину отношения парциального объема гран к строме, меньше пластоглобул, чем у второго. Значительные различия обнаруживаются и у хлоропластов растений *C. bracteata*, перенесенных на 7 дней в оранжерею, по сравнению с хлоропластами растений этого же вида, произрастающих в парке. У хлоропластов растений, перенесенных в оранжерею, возникает целый ряд при-

ТАБЛИЦА 1

Количественная характеристика структурных элементов хлоропластов

Название растения	Место сбора материала	Время фиксации	Площадь среза хлоропласта, мкм²	Длина, мкм		Строма		Граны		Межгранные тилакоиды		Пластоглобулы		Крахмал	
				продольная ось	поперечная ось	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б
Corydalis bracteata	Парк	29 IV 97	12.94 ± 0.33	6.37 ± 0.16	2.48 ± 0.04	63.01	8.12	28.00	3.64	5.04	0.65	0.75	0.09	3.23	0.41
То же	Оранжерея	14 V 98	11.65 ± 0.36	6.03 ± 0.14	2.44 ± 0.05	46.51	5.42	37.91	4.41	7.73	0.91	3.36	0.39	4.49	0.52
C. ochotensis	Парк	5 VIII 97	13.44 ± 0.58	5.87 ± 0.17	2.79 ± 0.11	28.70	3.84	25.20	3.34	6.94	0.92	5.54	0.74	33.63	4.50

Примечание. а — парциальный объем, %; б — площадь, рассчитанная по парциальному объему, мкм².

ТАБЛИЦА 2

Распределение гран по числу тилакоидов в % от общего числа гран на срезе хлоропласта хлоренхимы листа

Название растения	Место сбора материала	Время фиксации	Число тилакоидов в гране				
			2—3	4—6	7—12	13—20	>20
Corydalis bracteata	Парк	29 IV 97	60.66	36.29	3.32	—	—
То же	Оранжерея	14 V 98	25.81	50.22	20.90	3.02	—
C. ochotensis	Парк	5 VIII 97	31.01	39.10	27.19	5.17	0.22

знаков, характерных для хлоропластов *C. ochotensis*: увеличиваются число тилакоидов в гранах и величина отношения парциального объема гран к парциальному объему стромы, возрастают размеры и парциальный объем пластоглобул.

Как известно, на строение хлоропластов особенно большое влияние оказывает свет. При высокой интенсивности света хлоропласты имеют граны с меньшим числом тилакоидов (Lichtenthaler, 1981), больший объем стромы (Boardman et al., 1975) («световой» тип строения), чем хлоропласты растений, произрастающих при пониженной интенсивности света («теневой» тип строения). Однако у исследованных нами растений различия, обнаруженные в структуре их хлоропластов, нельзя объяснить различиями в интенсивности освещения. Хлоропласты *C. ochotensis* имеют «теневой» тип строения, а этот вид вегетирует в летнее время, когда освещенность, безусловно, будет выше, чем весной, когда цветет *C. bracteata*, хлоропласты которого имеют типичный «световой» тип строения. Как нам представляется, в данном случае решающим фактором, влияющим на строение тилакоидной системы хлоропластов, является температура. Такое предположение подтверждается и полученными нами экспериментальными данными. У особей *C. bracteata*, перенесенных в оранжерею, хлоропласты приобретают более «теневой» тип строения. Аналогичные результаты получены и другими исследователями. У растения *Tradescantia albiflora*, выращенного при температуре 25/20 °C (день/ночь) и перенесенного в камеру с температурой 15/10 °C, в хлоропластах число тилакоидов в гранах и отношение парциального объема гран к строме значительно уменьшилось (Буболо и др., 1988), т. е. структура хлоропласта стала также более «световой». В эксперименте, проведенном на о-ве Врангеля, было установлено (Кислюк и др., 1983), что парциальный объем тилакоидной системы хлоропластов растений *Carex lugens*, находящихся в тундре, ниже, чем у хлоропластов растений того же вида, помещенных в камеру с температурой воздуха 28/20 °C (день/ночь) при естественном освещении. Уменьшение числа тилакоидов происходит также и при холодовом закаливании у *Tradescantia albiflora* (Буболо и др., 1988) и у *Cucurbita pepo* (Mäenpää et al., 1988).

В этом отношении представляют интерес и данные физиологов по содержанию пигментов. У хлореллы, выращенной при 5 °C, отношение хлорофиллов a/b в два раза выше, чем у хлореллы, выращенной при 27 °C (Maxwell et al., 1994), т. е. под влиянием пониженной температуры происходит формирование признака, свидетельствующего о повышении светолюбия особей, находящихся при пониженных температурах. При сезонных изменениях ультраструктуры клеток хлоренхимы, в частности у тисса, в летнее время наиболее крупные граны хлоропластов насчитывают 10—14 тилакоидов, а в осенне-зимний период — от 2 до 7 тилакоидов (Мирославов, Алексеева, 1990). У растений Крайнего Севера хлоропласты имеют более выраженный «световой» тип строения, чем хлоропласты растений умеренных широт (Мирославов и др., 1996).

Таким образом, имеются некоторые основания полагать, что «световой» тип строения хлоропласта может формироваться под влиянием не только света, но и пониженных температур. В связи с этим возникает вопрос: имеет ли какое-то адаптивное значение образование «светового» типа хлоропластов к холоду? Мы, безусловно, не можем дать исчерпывающего ответа на данный вопрос, но высказать некоторые соображения по этому поводу, как нам представляется, основания имеются.

Ранней весной, особенно когда еще сохраняется или временами выпадает снег, интенсивность освещения может быть достаточно высокой, а температуры низкими, т. е. создаются условия для фотодинамического разрушения пигментов. В частности, у сосны хвоя иногда желтеет (Anderson, Anderson, 1988). Такая опасность существует и для ранневесенних эфемероидов. У них даже вырабатывается зеаксантин — пигмент, снижающий возможность фотодинамического разрушения хлорофилла (Маслова и др., 1998). При «световом» типе строения хлоропластов вероятность фотодинамического разрушения пигментов также снижается (Anderson, Anderson, 1988; Mäenpää et al., 1988).

Как было показано, у растения *C. bracteata*, произрастающего в парке, парциальный объем стромы больше, чем у растений того же вида, перенесенных в оранжерею, и чем у *C. ochotensis*. Увеличение объема стромы непосредственно связано с увеличением количества водорастворимых белков, в том числе и рибулезобифосфат-карбоксилазы (РБФК) (Boardman et al., 1975). По мнению J. Berry и B. J. Björkman (1980), повышенное содержание РБФК является важным фактором поддержания интенсивности фотосинтеза при пониженных температурах.

Таким образом, формирование хлоропластов «светового» типа ранневесенних эфемероидов, вероятно, является проявлением адаптивной реакции фотосинтетического аппарата не только к свету, но и к пониженной температуре.

Работа выполнена благодаря финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 97-04-48938).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буболо Л. С., Палеева В. Т., Кислюк И. М. Влияние температуры выращивания и кратковременной температурной акклиматизации на ультраструктуру клеток, фотосинтез и дыхание листьев *Tradescantia albiflora* (*Commelinaceae*) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 1. С. 45—54.

Горышина Т. К., Лаверычева И. Г. Об ультраструктуре хлоропластов в весенних и летних листьях двух травянистых видов лесостепной дубравы в связи с сезонной динамикой светового режима // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 9. С. 1150—1156.

Кислюк И. М., Васьковский М. Д., Буболо Л. С., Палеева В. Т. Влияние температуры на строение листьев и фотосинтез *Carex lugens* (*Cyperaceae*) и *Arctagrostis arundinacea* (*Poaceae*) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 10. С. 1325—1332.

Лаверычева И. Г. Об ультраструктуре хлоропластов некоторых травянистых растений дубравы (ранневесенние эфемероиды и длительновегетирующие виды с сезонной сменой генерации листьев) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 10. С. 1379—1385.

Маслова Т. Г., Войцеховская О. В., Мамушина Н. С., Зубкова Е. К. Особенности пигментного аппарата и фотосинтеза листьев эфемероидных и летневегетирующих видов // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков: Тез. докл., представленных II (X) съезду РБО. СПб., 1998. С. 180.

Мирославов Е. А., Алексеева О. А. О продолжительности жизни пластид хлоренхимы листа тисса // ДАН СССР. 1990. Т. 313. № 5. С. 1274—1276.

Мирославов Е. А., Вознесенская Е. В., Буболо Л. С. Структура хлоропластов северных растений в связи с адаптацией фотосинтетического аппарата к условиям Арктики // Физиология растений. 1996. Т. 43. № 3. С. 374—379.

Силаева А. М., Силаев А. В. Методы количественного анализа электронно-микроскопических изображений хлоропластов // Физиология и биохимия культурных растений. 1979. Т. 11. № 6. С. 547—562.

Anderson J. M., Anderson B. The dynamic photosynthetic membrane and regulation of solar energy conversion // Trends Bioch. Sci. 1988. Vol. 13. N 9. P. 351—355.

Berry J., Björkman O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants // Ann. Rev. Plant Physiol. 1980. Vol. 31. P. 491—543.

Boardman N. K., Björkman O., Anderson J. M. et al. Photosynthetic adaptation of higher plants to light intensity: relationship between chloroplast structure, composition of the photosystems and photosynthetic rates // Proc. III Inter. Cong. Photosynthesis. Amsterdam, 1975. Vol. 3. P. 1809—1827.

Lichtenthaler H. K. Adaptation of leaves and chloroplasts to high quanta fluence rates // Photosynthesis VI. Photosynthesis and productivity. Photosynthesis and environment. Philadelphia, 1981. P. 273—287.

Mäenpää P., Aro E.-M., Somersalo S., Tyystjärvi E. Rearrangement of the chloroplast thylakoids at chilling temperature in the light // Plant Physiol. 1988. Vol. 87. N 3. P. 762—766.

Maxwell D. P., Falk S., Trick C. Y., Huner N. P. A. Growth at low temperature mimics high-light acclimation of *Chlorella vulgaris* // Plant Physiol. 1994. Vol. 105. N 2. P. 535—543.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
E-mail: anatomy@KD1537.spb.edu

Получено 13 I 1999

SUMMARY

The comparative study of mesophyll chloroplast structure in an early-spring ephemeroid *Corydalis bracteata* and summer species *Corydalis ochotensis* was made. It was shown that chloroplasts of *C. bracteata* have fewer number of granal thylakoids and fewer ratio of volume densities of grana to the stroma than chloroplasts of *C. ochotensis*. After the transfer of *C. bracteata* from the garden to the greenhouse its chloroplasts acquire more «shade» type of structure. On the basis of obtained data and analysis of literature, the «light» type of chloroplast structure is conceived as adaptive one not only to light but also to lower temperature.

УДК 582.736 : 631.461.52(470.21)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 8

© **В. И. Егоров**

АЗОТФИКСИРУЮЩАЯ АКТИВНОСТЬ ДИКОРАСТУЩИХ БОБОВЫХ ТРАВ (*FABACEAE*) НА КОЛЬСКОМ ПОЛУОСТРОВЕ

V. I. EGOROV. NITROGEN-FIXING ACTIVITY OF THE HERBACEOUS *FABACEAE* IN THE KOLA PENINSULA

Изучена еженедельная динамика азотфиксирующей активности 4 видов сем. *Fabaceae*: *Astragalus subpolaris*, *Trifolium pratense*, *T. montanum* и *Vicia sepium*. Установлено, что активность азотфиксации растениями в течение вегетационного периода варьирует. Большая часть молекулярного азота фиксируется во время цветения и формирования бобов. В горной тундре процесс симбиотической азотфиксации лимитируется невысокими температурами воздуха и почвы. Продуктивность азотфиксации популяциями бобовых растений колеблется от 6 (*Vicia sepium*) до 37 г N/м^2 (*Trifolium pratense*) за вегетационный период.

Ключевые слова: *Fabaceae*, азотфиксирующая активность, динамика, тундра, Кольский п-ов.

В условиях Заполярья на корнях местных видов бобовых повсеместно образуются клубеньки (Ройзин, 1959). Однако наличие клубеньков у бобовых не является показателем их азотфиксирующей активности. Высказано предположение (Растениеводство..., 1976; Чемисов и др., 1978), что в экстремальных условиях Севера клубеньки у бобовых не успевают полностью сформироваться, поэтому не играют заметной роли в процессах симбиотического азотонакопления. В проведенных нами ранее исследованиях (Егоров, 1985) было показано, что при инокуляции и спонтанном заражении корней гороха посевного *Vicia sativa* L. местными расами Rhizobium leguminosarum процесс азотфиксации начинался в фазе 6—7 листьев и продолжался до уборки урожая. По-видимому, и у дикорастущих бобовых должен осуществляться этот процесс.

Изучение азотфиксирующей способности местных видов бобовых растений представляет интерес с точки зрения выявления особенностей функционирования фитоценозов, роли бобовых в них и в процессах почвообразования, в вовлечении молекулярного азота в биологический круговорот веществ на Крайнем Севере.

Целью работы было изучение азотфиксирующей активности дикорастущих видов бобовых в разные фазы их развития. Исследования по выявлению роли бобовых растений как азотонакопителей в природных фитоценозах Кольского региона проводятся впервые.

Материал и методика

Процесс азотфиксации изучали в 1993 г. у 4 видов многолетних травянистых растений сем. *Fabaceae*: *Trifolium pratense* L., *T. montanum* L., *Vicia sepium* L. и *Astragalus subpolaris* Boriss. et Schischk. Для изучения первых 3 видов были выбраны постоянные площадки на вырубке сосняка в кустарничково-травяном сообществе вблизи ст. Апатиты Октябрьской ж. д. (центральная часть Кольского п-ова). Одна из стационарных площадок *Astragalus subpolaris* расположена в тундровом поясе Хибин на приречной лужайке р. Вудъяврйок (бывший песчаный карьер), где изучаемый вид произрастает совместно с *Lusula spicata* (L.) DC., *Dryas octopetala* L., *Salix nummularia* Anderss. и др.; вторая — в предгорной части недалеко от ст. Апатиты, на обочине дороги; ценопопуляции здесь образованы в местах без растительного покрова.

В течение индивидуального развития многолетних травянистых бобовых растений можно выделить следующие возрастные группы: проростки, ювенильные, молодые вегетативные, молодые генеративные, средневозрастные генеративные, старые генеративные и сенильные особи. В течение виргинильного периода, продолжающегося, например, у *Astragalius subpolaris* не менее 4—5 лет, особи формируют только вегетативные годичные побеги, корневая система состоит из главного корня, придаточные появляются в конце периода. Генеративные особи несут вегетативные и генеративные годичные побеги, корневая система полностью сформирована. По-видимому, азотфиксирующая способность особей, находящихся в разных периодах онтогенеза, резко различается. В наших исследованиях мы использовали только растения, достигшие генеративного периода развития. Отбор образцов проводили еженедельно в 5-кратной повторности. В свежеотобранных отрезанных корнях с клубеньками измеряли нитрогеназную активность путем инкубирования их в герметично закрытых склянках в атмосфере, обогащенной 10 % ацетилена, в течение 1 ч при 27 °С и последующего определения концентрации образовавшегося этилена на газовом хроматографе. В ранее проведенных исследованиях (Егоров, 1985) полевое измерение азотфиксирующей активности растений на образцах ненарушенного сложения (ацетиленовый метод) и вышеописанное лабораторное дали сопоставимые результаты.

Результаты и их обсуждение

Результаты жизнедеятельности бактероидов в клубеньках зависят в первую очередь от обеспеченности их источниками энергии и углерода, а следовательно, от интенсивности фотосинтеза растения-хозяина. Поэтому наряду с сезонной динамикой азотфиксирующей активности клубеньков у бобовых растений существует и внутрисуточная. У вигны *Vigna inguiculata* (L.) Walp. максимальная азотфиксация выявлена в дневные часы, минимальная — в ночные (Garg et al., 1982). Стационарные площадки с изучаемыми нами растениями расположены на широте, где полярный день длится около 2 мес. Большинство растений Заполярья обладают способностью с высокой эффективностью использовать слабый свет и достигать высоких величин фотосинтеза при низких температурах воздуха (Герасименко и др., 1996). Помимо суточной динамики интенсивности фотосинтеза в условиях холодного климата

ТАБЛИЦА 1

Внутрисуточная динамика азотфиксирующей активности клубеньков у *Vicia sativa*, мкг N/ч (ацетиленовый метод)

Время отбора образцов в течение суток	Фазы	
	цветения	начала формирования плодов
4 ч 00 мин	44 ± 4	33 ± 6
8 ч 00 мин	—	32 ± 5
12 ч 00 мин	30 ± 5	28 ± 6
16 ч 00 мин	34 ± 4	23 ± 7
20 ч 00 мин	38 ± 5	22 ± 5
24 ч 00 мин	54 ± 8	44 ± 6

Примечание к табл. 1—4. Прочерк означает, что определение не проводилось

отмечено подавление оттока ассимилятов при температурах ниже 10—15 °С (Сюткина, Гамалей, 1996). Все это неизбежно сказывается на величине азотфиксирующей активности клубеньков. Исследований по влиянию полярного дня на суточную динамику азотфиксирующей активности растений не проводилось.

Для более объективной оценки способности растений к симбиотической азотфиксации мы в предварительных опытах с *Vicia sativa* проследили суточный ход азотфиксирующей активности растений в условиях полярного дня (табл. 1). Оказалось, что внутрисуточная динамика азотфиксирующей активности в разные фазы сезонного развития растений была примерно одинаковой. В дневные часы календарных суток (с 8 до 20 ч) величина ее колебалась в пределах изменчивости признака. Достоверное повышение активности азотоусвоения отмечено при минимальных значениях солнечной радиации — в ночное время (24 ч 00 мин).

При сравнении дневных колебаний азотфиксирующей активности растений со средней величиной активности в течение суток (40 ± 5 в фазе цветения и 30 ± 6 мкг азота/ч в фазе формирования плодов) можно убедиться в отсутствии в большинстве случаев достоверных различий между ними, т. е. показатели азотфиксирующей активности в промежутке между 8 и 20 ч суток достаточно объективно характеризуют ее среднесуточную величину. В дальнейших исследованиях образцы растений отбирались примерно в одно и то же время (между 8 и 12 ч).

Нитрогеназная активность дикорастущих бобовых фиксировалась в течение всего периода наблюдений (табл. 2) — от начала вегетации до глубокой осени (фенологическая осень на этой широте наступает, как правило, в середине—конце августа, а постоянный снежный покров устанавливается в конце сентября—начале октября). Величина ее зависела в большей степени от фенологической фазы растений (т. е. от их потребности в азотном питании и способности обеспечивать бактероиды энергетическими веществами), чем от погодных условий. Так, для всех видов растений максимумы азотфиксирующей активности были отмечены в фазы цветения и образования плодов, когда формируется основная биомасса растений (цветение продолжалось с 11 июня до 2 августа, созревание плодов было отмечено после 30 августа). Азотфиксирующая способность растений обычно колеблется на каком-то характерном для данного вида и фазы развития растений уровне, и только в отдельные сроки отбора образцов наблюдаются сравнительно кратковременные всплески активности. По-видимому, невысокие колебания активности обусловлены влиянием факторов внешней среды на этот процесс, всплески активности могут быть связаны как с факторами внешней среды, так и с особенностями азотного метаболизма растений в данный период.

Astragalus subpolaris исследовался на 2 стационарных площадках, расположенных в горной тундре и в предгорном лесу, с резко различающимися гидротермичес-

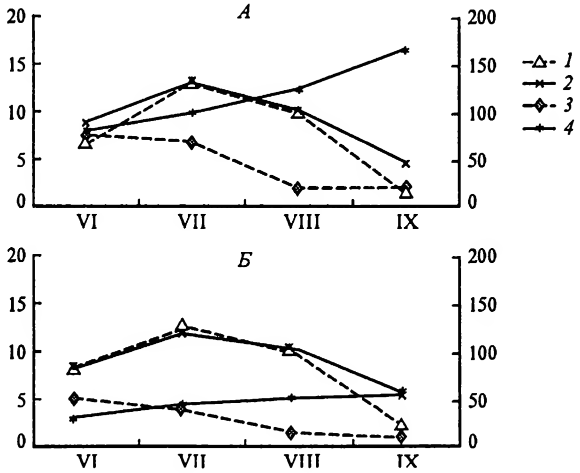
ТАБЛИЦА 2

Динамика нитрогеназной активности бобовых растений, нмоль C_2H_4 /ч на 1 растение

Дата	*Astragalus subpolaris*		*Trifolium pratense*	*Trifolium montanum*	*Vicia sepium*
	1	2			
30 V	—	—	10.8 ± 3.0	18.4 ± 4.2	—
6 VI	—	—	34.3 ± 6.3	91.3 ± 17.4	1.8 ± 0.6
14 VI	—	—	187.7 ± 18.8	258.3 ± 32.6	2.9 ± 2.3
20 VI	0.4 ± 0.4	8.0 ± 2.4	347.7 ± 123.7	102.2 ± 21.7	13.3 ± 5.0
27 VI	2.9 ± 1.3	14.6 ± 6.7	110.9 ± 19.4	36.1 ± 10.4	3.2 ± 1.6
4 VII	39.2 ± 28.8	33.9 ± 17.0	83.2 ± 40.0	51.4 ± 12.2	40.0 ± 8.4
11 VII	2.1 ± 0.8	4.4 ± 1.6	19.5 ± 6.5	20.9 ± 4.5	6.7 ± 4.2
19 VII	49.6 ± 19.6	13.9 ± 3.7	15.0 ± 4.0	79.5 ± 19.9	1.4 ± 0.5
26 VII	2.9 ± 0.8	110.1 ± 38.2	25.2 ± 12.9	51.4 ± 14.0	0.8 ± 0.3
2 VIII	2.1 ± 0.8	73.3 ± 18.6	34.5 ± 7.0	15.3 ± 5.3	3.6 ± 1.4
9 VIII	34.6 ± 12.5	44.4 ± 15.6	111.9 ± 23.6	6.0 ± 1.4	10.5 ± 3.5
16 VIII	10.4 ± 2.5	14.6 ± 4.9	35.5 ± 14.1	25.4 ± 7.7	26.0 ± 7.7
23 VIII	5.8 ± 1.3	15.1 ± 3.1	60.8 ± 11.1	103.1 ± 20.3	19.2 ± 7.3
30 VIII	7.5 ± 2.5	16.6 ± 9.2	10.5 ± 4.4	6.9 ± 1.7	16.1 ± 7.8
6 IX	4.6 ± 1.3	14.9 ± 5.3	44.3 ± 11.7	40.5 ± 12.6	29.2 ± 11.5
13 IX	—	1.0 ± 0.1	5.0 ± 1.6	24.2 ± 10.5	11.2 ± 4.1
Средняя	13.5 ± 6.1	28.1 ± 9.7	71.1 ± 19.3	58.2 ± 12.3	12.4 ± 4.4

Примечание к табл. 2—4. 1 — горная тундра, 2 — предгорный лес.

ками условиями. Показатели средней многолетней суммы осадков в течение вегетационного периода в горной тундре более чем в 2 раза выше по сравнению с лесом предгорий (см. рисунок). В рассматриваемый вегетационный период сумма выпавших осадков в тундре хотя и была значительно ниже средних многолетних, но в каждом месяце превышала таковую в предгорном лесу. Среднемесячная и средняя многолетняя температура воздуха в тундре на 1.0—1.5 °С ниже по сравнению с предгорным районом.



Гидротермические условия стационарных площадок в горной тундре (*А*) и предгорном лесу (*Б*).

1 — средняя месячная температура воздуха в вегетационный период, *2* — средняя многолетняя температура, *3* — месячная сумма осадков в вегетационный период, *4* — средняя многолетняя сумма осадков. По вертикальным осям: слева — температура, °С; справа — осадки, мм. По горизонтальным осям — календарные месяцы.

ТАБЛИЦА 3

Влияние фазы развития на нитрогеназную активность растений, нмоль C_2H_4 /ч на 1 растение

Фаза	*Astragalus subpolaris*		*Trifolium pratense*	*Trifolium montanum*	*Vicia sepium*
	1	2			
Вегетация	—	—	10.8 ± 3.0	18.4 ± 4.2	2.4 ± 1.5
Бутонизация	2.9 ± 1.3	8.0 ± 2.4	34.3 ± 6.3	91.3 ± 17.4	13.3 ± 5.0
Цветение	23.5 ± 12.5	35.4 ± 13.4	112.7 ± 32.2	85.7 ± 16.5	10.4 ± 3.0
Плодоношение	13.2 ± 4.3	36.9 ± 10.6	60.7 ± 14.0	37.5 ± 8.7	17.4 ± 6.5
Созревание	6.1 ± 1.9	10.8 ± 4.9	19.6 ± 5.9	23.9 ± 8.3	11.2 ± 4.1

Средняя за вегетационный период нитрогеназная активность астрагала, произрастающего в предгорной части, была выше (примерно в 2 раза) по сравнению с растениями в тундре, но эта разница оказалась недостоверной из-за значительного варьирования признака (табл. 2). Эта закономерность проявлялась во все фазы развития растений, хотя разница была статистически достоверной только в фазах бутонизации и плодоношения (табл. 3). Так как для растений астрагала в предгорном лесу температурные условия были более оптимальными (при меньшей по сравнению с тундрой месячной сумме осадков) и здесь же выявлена более высокая нитрогеназная активность их, то можно сделать вывод, что процесс симбиотической азотфиксации на Кольском Севере лимитируется в большей степени температурой воздуха, и в меньшей — влажностью почвы.

Величина нитрогеназной активности всех изученных видов растений сильно варьирует. По-видимому, сказывается влияние не учитываемых при отборе разницы в возрасте и генетических особенностях растений и микроорганизмов рода Rhizobium, пространственной неоднородности условий местообитания и других факторов. Для большей наглядности в табл. 3 представлены средние данные нитрогеназной активности по фазам развития растений.

У большинства исследованных видов минимальная активность азотфиксации обнаружена в период вегетации (до бутонизации) и созревания плодов. Весной растения используют в основном запасы соединений азота в почве, корневище или семенах, так как в этот период у них только формируются клубеньки на корнях. Мелкие, неокрашенные клубеньки в больших количествах обнаруживаются на корнях растений сразу же после схода снега и появления первых листочков, однако они еще не способны к фиксации молекулярного азота.

Максимальная активность фермента нитрогеназы наблюдалась у *Astragalus subpolaris* и *Trifolium pratense* в фазах цветения—плодоношения, у *T. montanum* — в фазах бутонизации—цветения, а у *Vicia sepium* активность фермента колебалась примерно на одном уровне во всех фазах (за исключением вегетативной), что, возможно, связано с неодновременностью созревания бобов в различных цветочных узлах, причем часть семян уходит под зиму недоразвитыми.

Продолжительность каждой фазы развития у растений неодинакова, поэтому активность фермента нитрогеназы дает представление о способности к азотфиксации, но не о ее величине. Так, у *Trifolium montanum* активность фермента во время бутонизации и усредненная активность в период цветения была на одном уровне, однако бутонизация наблюдалась в течение 5 дней, тогда как цветение продолжалось около 50 дней. В табл. 4 представлены данные по усвоению растениями молекулярного азота в разные фазы сезонного развития и в целом за вегетационный период, рассчитанные по интенсивности восстановления ацетилена с использованием коэффициента, равного 1/3. В предыдущей работе с применением прямого изотопного метода (Егоров и др., 1978) было подтверждено, что коэффициент перехода от восстановленного этилена к фиксированному азоту для процесса несимбиотического

ТАБЛИЦА 4

Накопление азота растениями в разные фенологические фазы,
мг на 1 растение

Фаза	*Astragalus subpolaris*		*Trifolium pratense*	*Trifolium montanum*	*Vicia sepium*
	1	2			
Вегетация	1 ± 1	—	17 ± 5	29 ± 7	8 ± 5
Бутонизация	3 ± 2	9 ± 3	38 ± 7	102 ± 20	15 ± 6
Цветение	158 ± 84	286 ± 108	1313 ± 375	998 ± 192	89 ± 26
Плодоношение	83 ± 27	231 ± 67	381 ± 9	235 ± 55	164 ± 61
Зрелые плоды	19 ± 6	51 ± 23	92 ± 28	112 ± 39	18 ± 7
Всего за исследованный период	264 ± 92	577 ± 200	1841 ± 503	1477 ± 312	292 ± 104

азотонакопления в условиях почв Кольского Севера близок к теоретическому (1/3). Изучение процесса фиксации азота горохом с использованием двух модификаций ацетиленового метода — лабораторного с отрезками корней (примененного в настоящем сообщении) и полевого с монолитами почвы и растениями (Егоров, 1979) — в естественных температурных условиях показали сходные результаты (Егоров, 1985). Таким образом, со значительной долей уверенности можно утверждать, что представленные в табл. 4 результаты объективно отражают процессы азотоусвоения, протекающие в природе.

У большинства видов растений более половины молекулярного азота фиксируется в фазу цветения, значительно меньшее количество — в фазу плодоношения и примерно 1/5—1/10 часть усвоенного за вегетационный сезон азота приходится на остальные фазы развития. У *Vicia sepium* фазы цветения и плодоношения сильно растянуты. Когда на нижнем плодовом узле заканчивается образование бобов, на верхних только начинается цветение. Фенологические фазы (табл. 4) отмечены по нижнему плодовому узлу. У этого вида максимальное количество усвоенного молекулярного азота наблюдалось в фазу формирования бобов. Среди изученных видов растений подзоны северной тайги самыми активными азотфиксаторами оказались клевера, продуктивность этого процесса у *V. sepium* была минимальной, на уровне *Astragalus subpolaris*, произрастающего в тундре.

При 20%-ном проективном покрытии продуктивность азотфиксации изученных популяций бобовых аборигенных растений ориентировочно составила: у *Astragalus subpolaris* в горной тундре — 5.3 г N/м^2, в предгорном лесу — 10.5; у *Trifolium pratense* — 36.8; у *T. montanum* — 29.5 и у *Vicia sepium* — 5.8 г N/м^2 за вегетационный период, что находится на уровне доз азотных удобрений, применяемых при выращивании в интенсивных технологиях большинства сельскохозяйственных культур.

Выводы

1. В условиях полярного дня максимальная активность усвоения молекулярного азота бобовыми растениями выявлена в ночное время (24 ч 00 мин). Азотфиксирующая активность, выявленная в промежутке времени между 8 и 20 ч, достоверно не отличалась от ее среднесуточной величины.

2. Нитрогеназная активность бактероидов в течение вегетационного периода варьирует. Максимальные пики активности обнаружены в фазы цветения и формирования бобов. Процесс симбиотической азотфиксации на Кольском Севере лимитируется в большей степени температурой воздуха и в меньшей — влажностью почвы.

3. У большинства изученных видов бобовых бóльшая часть молекулярного азота фиксируется в фазе цветения. Продуктивность азотфиксации популяциями бобовых растений колеблется от 6 (у горошка заборного) до 37 г/м^2 азота (у клевера лугового) за вегетационный период.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Герасименко Т. В., Кайбеяйнен Э. Л., Филатова Н. И., Чупахина Н. И. CO_2-газообмен некоторых сосудистых растений Полярного Урала (экологический аспект) // Физиология растений. 1996. Т. 43. № 3. С. 380—390.

Егоров В. И., Калининская Т. А., Миллер Ю. М. Несимбиотическая фиксация азота в подзолистых почвах Кольского полуострова // Микробиология. 1978. Т. 57. Вып. 5. С. 854—859.

Егоров В. И. Модификация ацетиленового метода определения азотфиксирующей активности почв в полевых условиях // Микробиология. 1979. Т. 58. Вып. 3. С. 561—564.

Егоров В. И. Симбиотическая азотфиксация в окультуренных подзолистых почвах Кольского Севера // Микробиология. 1985. Т. 54. Вып. 3. С. 480—483.

Растениеводство на Кольском полуострове. Мурманск, 1976. 144 с.

Ройзин М. Б. Клубеньки у бобовых растений на Кольском полуострове // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 4. С. 467—474.

Сюткина А. В., Гамалей Ю. В. Суточная динамика фотосинтеза, оттока и запасания ассимилятов в листьях *Thymus subarcticus* в условиях холодного климата // Физиология растений. 1996. Т. 43. № 3. С. 352—359.

Чемисов И. А., Стрекопытов Г. М., Куликова Н. Т. Кормовая база молочного животноводства. Мурманск, 1978. 80 с.

Garg F. C., Beri N., Tauro P. Nodular nitrogenase activity during various growth phases of cowpea (*Vigna inguiculata*) // Indian. J. Microbiol. 1982. T. 22. N 4. P. 289—290.

Полярно-альпийский ботанический сад-институт
Кольского научного центра РАН
Кировск

Получено 7 V 1997

SUMMARY

The weekly dynamics of nitrogen-fixing activity of *Trifolium pratense*, *T. montanum*, *Vicia sepium* and *Astragalus subpolaris* were studied. The nitrogen-fixing activity of plants depend on the growth phase and hydro-thermal conditions of the growing period. The greater part of molecular nitrogen was fixed during flowering phase. Leguminous plants fix from 6 (*Vicia sepium*) to 37 g of N per 1 m^2 (*Trifolium pratense*) for vegetation period.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.682

© А. Д. Михеев

НОВЫЙ ВИД РОДА *PAPAVER* (*PAPAVERACEAE*) С СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

A. D. MIKHEEV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *PAPAVER* (*PAPAVERACEAE*) FROM THE NORTHERN CAUCASUS

Приведен диагноз вновь выявленной автогамной хромосомной расы из рода *Papaver* (секция *Rhoeadium*), принятой автором в ранге вида *Papaver maschukense* sp. nov.

Ключевые слова: Кавказ, *Papaver*, хромосомная раса, таксономия.

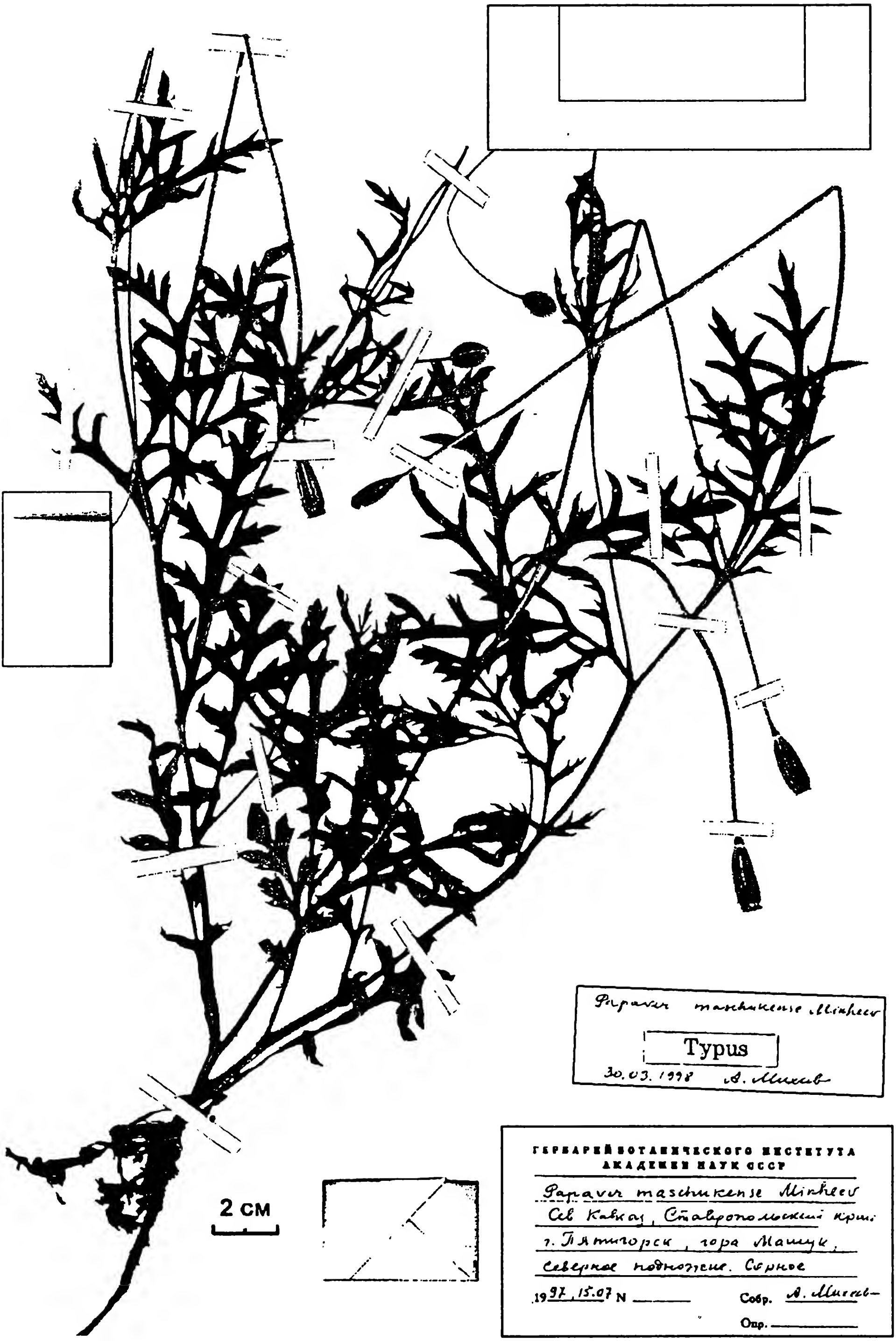
Ранее нами (Михеев, 1986) сообщалось о произрастании на Северном Кавказе группы автогамных хромосомных рас из рода *Papaver*, принятых в ранге вида и объединенных в особую подсекцию *Dubia* секции *Rhoeadium.* Многолетние наблюдения в природе показали их устойчивость во времени, наличие системы репродуктивной изоляции. Семена в коробочках гибридов 1-го поколения не развиваются, за исключением единичных, поэтому размывания границ между видами не происходит. Нарекания некоторых ботаников на трудную распознаваемость таких видов, особенно в гербарии, лишена оснований. При правильном сборе растений, указании трансформирующихся при хранении признаков (цвет латекса, наличие и форма пятна на лепестках, форма венчика) идентификация автогамных видов мака не представляет проблемы (кроме, разумеется, встречающихся иногда гибридных образований, преимущественно самостерильных гибридов F_1).

Несколько лет назад нами в предгорьях Центрального Кавказа выявлен новый хромосомный рекомбинант из родства *P. dubium* L., получивший в последние годы массовое распространение. Он отчетливо выделяется среди других автогамных видов значительно более поздним, почти на месяц, цветением, лишь немногим более ранним, чем цветение *P. rhoeas* L.; помимо этого среди других видов подсекции он отличается более крупными цветками, лепестки которых лишены какого-либо явственного темного пятна. Эту хромосомную расу мы также принимаем в ранге вида (см. рисунок).

Papaver maschukense Mikheev, sp. nov. (sect. *Rhoeadium*).

Planta annua, erecta 79—90 cm alta, a basi vel altius ramificata latice aëre contacto flavo. Folia radicalia petiolata ambitu oblongo-ovata, pinnatifida vel (semel) pinnatisecta, lobis vel segmentis obovatis, obtusatis vel rhomboideo-lanceolatis; caulina ovata bipinnatisecta, petiolata, segmentis linearibus cuspidatis; superiora sessilia vel subsessilia, segmentis lineari-lanceolatis. Caules foliaquae pilis patentibus, pedunculi vero appressis obtecti. Flos autogamus. Alabastra ovalia, patentim pilosa. Corolla latericia, late patens, 5.5—6.5 cm diam. Petala inter se non tegentia spatiis aequalibus 2—3 mm, renota basi non distincte maculata. Stamina atro-violacea triseriata, stigmata aequlia vel ea superantia. Pollen flavum. Capsula maturata oblongo-obconica, 20—25 mm lg., 7—8 mm lt. nervis distincte prominentibus, basi subcostata. Discus stigmatosus lobis obtusangulis, inter se attingentibus, non tegentibus. Radii stigmatici numero 7—8 centro in pyramiden contracti, marginem loborum haud vix attingentes. Semina atro-brunnea, 0.75—0.80 × 0.55—0.60 mm. 2n = 28.

Haec planta Junio mense floret, Julio fructificat.



Papaver maschukense Mikheev

Typus

30.03.1998 А. Михеев

ГЕРБАРИЙ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
АКАДЕМИИ НАУК СССР

Papaver maschukense Mikheev
Сев. Кавказ, Ставропольский край
г. Пятигорск, гора Машук,
северное подножие. Серное
1997, 15.07 N ______ Собр. А. Михеев
Опр. ______

Papaver maschukense (голотип).

Компьютерное изображение гербарного экземпляра выполнено Ю. Р. Росковым по разработанной им методике виртуального гербария.

Typus: «Caucasus septentrionalis, prov. Stauropolitana, opp. Piatigorsk, ad pedem borealem montis Maschuk. Planta ruderalis. 15 VII 1997. A. Mikheev» (LE).

Affinitas. Nostra species *P. tichomirovii* Mikheev affinis est sed florescentia posteriore, petalis basi non maculatis, corolla seminibusquae majoribus, latice flavescente differt.

Area geographica. In ruderatis et agris derelictis in promontoriis Caucasi Centralis.

Растение однолетнее, прямостоячее, 70—90 см выс., от основания или выше разветвленное, с желтеющим от соприкосновения с воздухом латексом. Прикорневые листья черешчатые, в очертании продолговато-яйцевидные, перистонадрезанные или однажды перисторассеченные, с лопастями или сегментами обратнояйцевидными туповатыми или ромбоидально-ланцетными; стеблевые — овальные, дважды перисторассеченные, на черешках с сегментами линейными, острыми; верхние — сидячие или почти сидячие, с линейно-ланцетными сегментами. Стебли, как и листья, покрыты отстоящими волосками, цветоносы — прижатыми. Цветок самоопыляющийся. Бутоны эллипсоидальные, отстояще волосистые. Венчик кирпично-красный, широко раскрытый, 5.5—6.5 см в диам. Лепестки без отчетливого пятна в основании, между собой не соприкасаются, между ними равномерный промежуток в 2—3 мм шир. Тычинки темно-фиолетовые, расположены в 3 круга, по высоте достигают рылец завязи и даже превышают их. Пыльца желтая. Коробочка продолговато-обратноконическая, 20—25 мм дл., 7—8 мм шир., с явственно проступающими жилками, в основании слегка ребристая. Рыльцевый диск с тупоугольными лопастями, которые между собой соприкасаются, но не кроются. Лучи диска в числе 7—8, в центре стянуты в пирамидку, едва не достигают края лопастей. Семена темно-коричневые, 0.75—0.80 мм дл., 0.55—0.60 мм шир. $2n = 28$.

Цветет в июне, плодоносит в июле.

Тип: «Северный Кавказ, Ставропольский край, г. Пятигорск, у северного подножия горы Машук. Сорное. 15 VII 1997. А. Михеев» (LE).

Родство. Наш новый вид родствен *P. tichomirovii* Mikheev, но отличается от него значительно более поздним цветением, лепестками венчика в основании не пятнистыми, более крупным венчиком и более крупными семенами, желтеющим на воздухе млечным соком.

Географическое распространение. Растет по сорным местам и залежам в предгорьях Центрального Кавказа.

Выражаю искреннюю благодарность Ю. Р. Роскову (БИН РАН) за исполнение иллюстрации к данной статье.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Михеев А. Д. Виды секции *Rhoeadium* рода *Papaver* (*Papaveraceae*) на Северном Кавказе // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 6. С. 807—812.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 23 III 1999

УДК 582.675.1 (571.6) Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 8

© А. Н. Луферов

РОД *ADONIS* (*RANUNCULACEAE*) ВО ФЛОРЕ КАВКАЗА

A. N. LUFEROV. THE GENUS *ADONIS* (*RANUNCULACEAE*) IN THE FLORA OF THE CAUCASUS

Приведен конспект кавказских видов рода *Adonis* (4 вида); предлагаются две новые номенклатурные комбинации в ранге подсекций (subsect. *Aestivalis* и *Dentatae*); сообщаются особенности географического распространения каждого вида и внутривидового таксона.

Ключевые слова: *Ranunculaceae*, *Adonis*, таксономия, распространение, Кавказ.

В настоящей статье приведены результаты таксономического исследования кавказских представителей рода *Adonis*, проанализированы диагностические признаки и характер изменчивости вегетативных и генеративных органов отдельных видов, что нашло отражение в предлагаемом ключе для их определения, внесены дополнения в систематику рода. Географическое распространение его кавказских представителей было уточнено в ходе изучения гербарных коллекций (LE, LECB, MHA, MOSM, MOSP, MW, VOR, TU) и указано в соответствии с районированием, разработанным А. Л. Тахтаджяном и Ю. Л. Меницким (Меницкий, 1991). Опубликованные карты ареалов видов *Adonis* флоры Кавказа (Гроссгейм, 1950; Meusel et al., 1965; Пошкурлат, Пакалн, 1968; Пошкурлат, 1970, и др.) были значительно дополнены нами в результате обнаружения новых находок и ранее неучтенных сборов.

Adonis L.
1753, Sp. Pl. : 547

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Многолетники с короткими, толстыми корневищами и пучками придаточных корней. Листья пальчато рассеченные, нижние — чешуевидные. Цветки 3.5—6.0 см в диам. Лепестки желтые. Плоды шаровидно-яйцевидные, коротко опушенные . . . . 2.
— Однолетники с маловетвистым главным корнем. Все листья пальчато рассеченные, реже перисторассеченные. Цветки 0.5—3.0 см в диам. Лепестки красные, оранжевые, оранжево-желтые с чернеющим пятном при основании. Плоды продолговато-эллиптические или цилиндрические, голые . . . . 3.
2. Листья с опушенными линейно-ланцетовидными сегментами. Лепестки бледно-желтые. Плодики слабо морщинистые или почти гладкие, с прижатым, отогнутым вниз дуговидным или почти прямым стилодием . . . . 2. *A. volgensis.*
— Листья с голыми линейными сегментами. Лепестки золотисто-желтые. Плодики морщинистые, с коротким крючковидным стилодием . . . . . . 1. *A. vernalis.*
3. Плодики на верхушке с небольшим адаксиально расположенным зубцом, в основании — с крупнозубчатой каймой. Стилодий прямой или изогнутый, с хорошо выраженными продольными ребрами или гранями, на верхушке нетемнеющий . . . . 3. *A. aestivalis.*
— Плодики с крупным адаксиальным зубцом и изогнутым, прижатым к нему стилодием, в основании с мелкозубчатой каймой. Стилодий с очень мелкими ребрышками или без них, на верхушке темнеющий . . . . 4. *A. flammea.*

Subgen. 1. *Adonanthe* (Spach) W. T. Wang

Sect. 1. *Adonanthe*

Subsect. 1. *Vernales* Poschkurl. 1977, Новости сист. высш. раст. 14 : 82, excl. ser. *Amurensis* Poschkurl, ser. *Coeruleae* Poschkurl. et ser. *Apenninae* Bobr. ex Poschkurl.

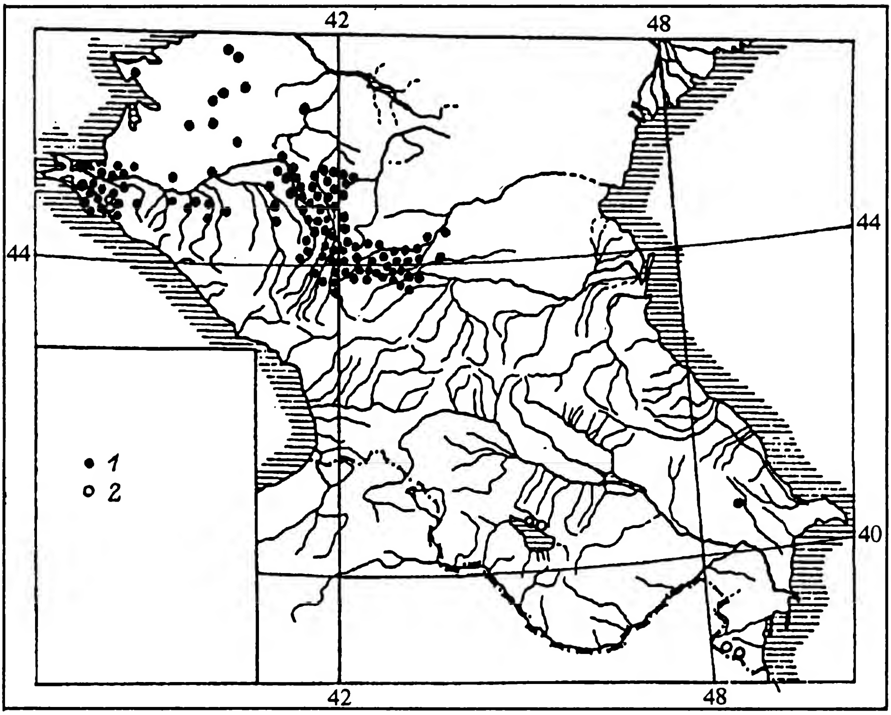


Рис. 1. Распространение на Кавказе *Adonis vernalis* (*1*), *A. volgensis* (2).

1. *A. vernalis* L. 1753, Sp. Pl. : 547. — *Adonanthe vernalis* (L.) Spach, 1839, Hist. Nat. Veget. 7:228. — *Adonis pratensis* Ledeb. 1841, Fl. Ross. 1:42. — *Adonastrum vernale* (L.) Schur, 1877, Verh. Nat. Ver. Brunn. 15:27. — *Adonis apennina* var. *europaeus* Huth, 1890, Samml. Naturw. Vortr. 3, 8:66.

Описан из Европы.

ЗП; ВП: В. Ставр.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: В. Кум., Малк.; ССЗ: Анап.-Гел.; ВЗ: Ширв. (заносн.). (Рис. 1, *1*).

Атл., Сев., Центр., Южн., Юго-Вост., Вост. Европа; Сев. (Зап. и Вост. Сибирь), Ср. (север и восток Казахстана) Азия.

Тип ареала: понтическо-южносибирский.

Примечание. Число хромосом: $2n = 16$.

На территории Кавказа этот вид произрастает преимущественно на территории Краснодарского и Ставропольского краев, где его популяции использовались как сырьевая база для заготовок травы (надземных побегов с цветками и зелеными плодами) — источника ценных сердечных гликозидов, применяемых в практической медицине при лечении сердечно-сосудистых заболеваний. В настоящее время ресурсы адониса весеннего существенно сократились, что связано с многолетней эксплуатацией одних и тех же зарослей без учета их биологических особенностей, а также в связи с распашкой земель. Во многих районах он стал редким растением, заслуживающим включения в региональные «Красные книги».

2. *A. volgensis* Stev. 1817, in DC. Syst. Nat. 1:545. — *A. marschalliana* Turcz. ex Besser, 1822, Enum. Pl. : 22, N 637. — *A. vernalis* var. *volgensis* (Stev.) Regel et Radde, 1861, Bull. Soc. Nat. Mosc. 33:35 («*wolgensis*»). — *Adonanthe volgensis* (Stev.) Chrtek et Slav. 1978, Preslia, 50:24.

Описан из Восточной Европы (Нижняя Волга).

Тип: «Volga River, Tanais, Steven s. n.» (holo — H, sec Бобров, 1937:537; iso — K, sec. Wang, 1994b:109).

ВК: Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел. (окр. г. Новороссийска); ЮЗ: Севан; Т. (Во всех районах заносный). (Рис. 1, 2).

Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Юго-Зап. (сев. Турция, сев. Иран); Сев. (Зап. Сибирь), Ср. (Казахстан, Киргизия) Азия.

Тип ареала: понтическо-южносибирский.

Примечание. Число хромосом: 2n = 16.

Известны случаи гибридизации этого вида с адонисом весенним (*A. vernalis* × *A. volgensis*), однако на Кавказе таких образцов пока не обнаружено.

Subgen. 2. *Adonis*

Sect. 1. *Lophocarpa* W. T. Wang

Subsect. 1. Aestivales (W. T. Wang) Luferov comb. et stat. nov. — Ser. *Aestivales* W. T. Wang, 1994, Bull. Botan. Research, 14, 2 : 115.

3. *A. aestivalis* L. 1762, Sp. Pl. ed. 2 : 771. — *A. miniata* Jacq. 1776, Fl. Austr. 4 : 29, t. 354. — *A. dentata* auct. non Del. var. *provincialis* DC. 1817, Regn. Veg. Syst. Nat. 1 : 224. — *A. aestivalis* var. *parviflora* Bieb. 1819, Fl. Taur.-cauc. 3 : 378. — *A. parviflora* Fisch. ex DC. 1824, Prodr. 1 : 24. — *A. ambigua* Gaudin, 1828, Fl. Helvet. 3 : 518. — *A. squarrosa* Stev. 1848, Bull. Soc. Nat. Mosc. 21, 3 : 272. — *A. aestivalis* var. *squarrossa* (Stev.) Boiss. 1867, Fl. Orient. 1 : 18. — *A. eriocalycina* Boiss. 1867, Fl. Orient. 1 : 47. — *A. autumnalis* auct. von. L. var. *eriocalycina* (Boiss.) Huth, 1890, Samml. Nat. Vortr. 3 : 65. — *A. aestivalis* var. *velutina* Lipsky, 1894, Fl. Ciscauc.: 226. — *A. aestivalis* subsp. *parviflora* (Fisch. ex DC.) Busch, 1903, Fl. Cauc. crit. 3, 3 : 201. — *A. bienertii* Butk. 1941, Ботан. мат. (Ташкент), 6 : 3. — *A. aestivalis* subsp. *provincialis* (DC.) Steinb., 1971, Webbia, 25, 2 : 315. — *A. aestivalis* var. *provincialis* (DC.) W. T. Wang, 1994, Bull. Botan. Research, 14, 2 : 117.

Описан из Европы.

ЗП; ВП: В. Ставр., Тер.-Кум.; ЗК: Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. (Рис. 2, *1*).

Атл., Центр., Южн., Юго-Вост., Вост. Европа; Юго-Зап., Ср., Центр., Южн. Азия.

Тип ареала: древнесредиземноморский.

Примечание. Полиморфный вид, очень изменчивый по структуре вегетативных и генеративных органов, представляющий собой полиплоидный ряд с хромосомными числами: 2n = 16, 24, 32, 48 (Шлангена, 1976). На Кавказе известны следующие разновидности: а) var. *aestivalis* (все указанные районы); б) var. *parviflora* Bieb., отличающаяся более мелкими цветками (5—10 (15) мм в диам.), орешками (2.5—4.0 мм дл.), в среднем более тонкими (1—2 (4) мм толщ.), короткими (5—20 см дл.), простыми, реже слабоветвящимися побегами (все районы, но чаще в ВП, ВК, ЦЗ, ВЗ, Т); в) var. *provincialis* (DC.) W. T. Wang (incl.: *A. dentata* var. *provincialis*, *A. squarrosa*, *A. aestivalis* var. *velutina*, *A. bienertii*), характеризующаяся густым опушением чашелистиков (при их основании или по всей нижней поверхности), стеблей, черешков, реже листовых пластинок (обычно в ВП, ВК, ЦЗ, ВЗ, Т). Приведенные отличия внутривидовых таксонов *A. aestivalis* имеют перекрывающиеся значения, на что ранее обращали внимание Е. Г. Бобров (1937), C. Steinberg (1971), W. T. Wang (1994a, b) и др. В современной литературе для территории Кавказа особенно часто приводился в качестве самостоятельного вида *A. bienertii* (Бутков, 1941; Гроссгейм, 1950; Riedl, 1963; Кемулариа-Натадзе, 1966; Шлангена, 1975), однако анализ его диагностических признаков (ветвление базальной части побегов, бугорчато-шероховатая поверхность плодиков, тонкий (почти прозрачный) верхний зубец, опушенные чашелистики, укороченная, слабо рассеченная пластинка листа) показывает, что они располагаются в рамках изменчивости *A. aestivalis*.

Subsect. 2. Dentatae (W. T. Wang) Luferov comb. et stat. nov. — Ser. *Dentatae* W. T. Wang, 1994, Bull. Botan. Research, 14, 2 : 119.

4. *A. flammea* Jacq. 1776, Fl. Austr. 4 : 29, t. 355. — *A. caudata* Stev. 1848, Bull. Soc. Nat. Mosc. 21, 3 : 273. — *A. flammea* var. *caudata* (Stev.) Boiss. 1867, Fl. Orient. 1 : 19.

Описан из Европы.

ЗП; ВП: В. Ставр., Тер.-Кум.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: В. Кум., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг.; СЗЗ: Анап.-Гел., Пшад.-Джубг.; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх., Араг.; ЮЗ: Ерев., Нах.; Т. (Рис. 2, *2*).

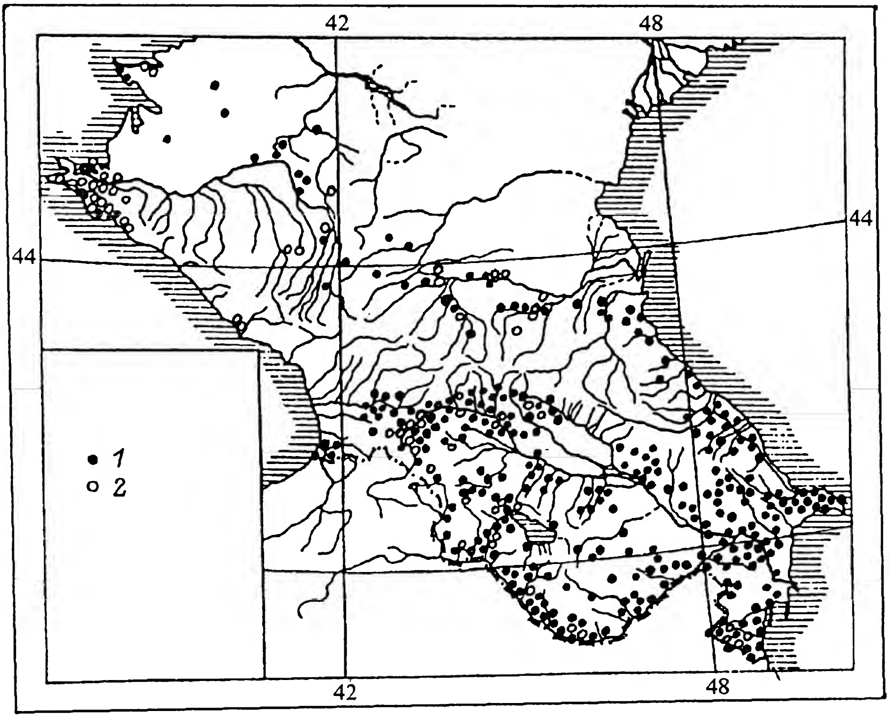


Рис. 2. Распространение на Кавказе *Adonis aestivalis* (*1*), *A. flammea* (*2*).

Атл., Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап., Ср. Азия. Тип ареала: понтическо-средиземноморский.

Примечание. В отличие от предыдущего вида у *A. flammea* выявлено только одно число хромосом: 2n = 32 (Langlet, 1927; Шлангена, 1976). *A. flammea* var. *caudata* отличается от типовой разновидности более длинным (2.0—2.7 мм) стилодием. Н. А. Буш (1903: 203) отмечал также, что «и у типичной формы, и у var. *caudata* носик почти всегда черный на верхушке», причем у последней разновидности стилодий значительно превышает зубец, к которому он обычно прижат (СЗЗ: Анап.-Гел. — Новороссийск, Анапа).

Приводимые для Кавказа образцы *A. annua* L. (Шлангена, 1975) были переопределены нами как *A. flammea* и *A. aestivalis*.

Автор признателен Ю. Л. Меницкому, Н. Н. Портениеру и В. П. Серову за ценные замечания при обсуждении материалов настоящей статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров Е. Г. Род адонис — *Adonis* L. // Флора СССР. М.; Л., 1937. Т. 7. С. 528—539.

Бутков А. Я. Заметки о видах рода *Adonis* L. // Бот. материалы Гербария Бот. ин-та Узбек. фил. АН СССР. Ташкент, 1941. Вып. 6. С. 3—6.

Буш Н. А. Cohors IX. *Ranales* // Кузнецов Н., Буш Н., Фомин А. Flora caucasica critica. Материалы для флоры Кавказа. Критическое систематическо-географическое исследование. Юрьев, 1903. Ч. 3. Вып. 3. С. I—XIX, 1—256.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. 2-е изд. М.; Л., 1950. Т. 4. 311 с. + XXII с. + 356 карт.

Кемулариа-Натадзе Л. М. Раналиевые на Кавказе и их таксономия. Тбилиси, 1966. 283 с.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Пошкурлат А. П. Распространение горицвета весеннего и задачи охраны его ресурсов // Раст. ресурсы. 1970. Т. 5. Вып. 2. С. 86—96.

Пошкурлат А. П., Пакалн Д. А. Ресурсы горицвета весеннего в СССР // Ресурсы дикорастущих лекарственных растений СССР. Л., 1968. С. 99—111.

Шлангена З. Е. Однолетние виды рода *Adonis* L. флоры СССР // Новости сист. высш. раст. Л., 1975. Т. 12. С. 204—209.

Шлангена З. Е. Хромосомные числа некоторых видов рода *Adonis* L. СССР (*Ranunculaceae*) // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 11. С. 1603—1608.

Langlet O. F. J. Beitrage zur Zytologie der *Ranunculaceae* // Svensk. Bot. Tidskr. 1927. Bd 27. S. 1—17.

Meusel H., Jaeger E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Stuttgart, 1965. 258 S.

Riedl H. Revision der einjahrigen Arten von *Adonis* // Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. 1963. Bd 66. S. 51—90.

Steinberg C. Revisione sistematica e distributiva delle «*Adonis*» annuali in Italia // Webbia. 1971. Vol. 25. Pt 2. P. 299—351.

Wang W. T. Revision of *Adonis* (*Ranunculaceae*) 1 // Bull. Botan. Research, 1994a. Vol. 14. N 1. P. 1—31.

Wang W. T. Revision of *Adonis* (*Ranunculaceae*) 2 // Bull. Botan. Research, 1994b. Vol. 14. N 2. P. 105—138.

Московская медицинская академия им. И. М. Сеченова Получено 9 II 1999

SUMMARY

The identification key and synopsis of the genus *Adonis* (4 species) for the Caucasian flora are given. Two nomenclatural combinations, subsect. *Aestivalis* (W. T. Wang) Luferov and *Dentatae* (W. T. Wang) Luferov, are suggested. The geographical distribution of species and intraspecific taxa are presented.

УДК 582.998 Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 8

© О. В. Чернева

КОНСПЕКТ ВИДОВ СЕКЦИЙ *OLGAE*, *NANAE*, *PENDENTIFLORAE* РОДА *JURINEA* (*ASTERACEAE*)

O. V. TSCHERNEVA. SYNOPSIS OF THE SPECIES OF THE SECTIONS *OLGAE, NANAE, PENDENTIFLORAE* OF THE GENUS *JURINEA* (*ASTERACEAE*)

Представлен критический обзор видов секций *Olgae*, *Nanae* и описана новая секция *Pendentiflorae* рода *Jurinea*. В состав секций внесены изменения. Уточнены границы и дополнены описания секций, секции разделены на подсекции, детализировано географическое распространение видов.

Ключевые слова: *Jurinea*, Кавказ.

Мы продолжаем публикацию критической ревизии рода *Jurinea* Cass. Ранее были рассмотрены секции *Corymbosae*, *Suffrutices*, *Stechmannia* и *Derderia* (Чернева, 1998а, б). Настоящая работа посвящена критическому обзору видов секций *Olgae* Iljin, *Nanae* Iljin и описанной нами секции *Pendentiflorae* Tschern. Наше исследование основано в основном на изучении обширного гербарного материала главным образом из коллекций Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), где хранятся типы и изотипы большинства видов рода, а также на изучении литературных источников.

В результате этого исследования уточнены границы и дополнены описания секций, проанализированы структуры секций, для каждого вида указаны источник первоописания, основные синонимы, сведена основная литература по виду, указан тип и место его хранения, выделены лектотипы, указано географическое распространение (для России и других стран СНГ — более подробно), даны необходимые комментарии.

В обзоре отмечено основополагающее значение работ М. М. Ильина (1962) и K. Rechinger, G. Wagenitz (1979) по систематике рода *Jurinea*.

Секция 1. *Olgae* Iljin, 1961, Бот. мат. (Ленинград), 21 : 390.

Корзинки одиночные на верхушках удлиненных ветвей, немногоцветковые. Обертки бокальчатые или узкобокальчатые. Листочки обертки многорядные; наружные — укороченные, толстоватые, туповатые; средние — ланцетные, постепенно заостренные, по краю пленчато отороченные; внутренние — узколанцетные, остисто заостренные. Семянки узко-обратнопирамидальные, 4-гранные, голые, гладкие, наверху с зубчатой коронкой, под коронкой с рядом острых зубчиков. Венчики 17—20 (25) мм дл., краевые — повислые, центральные — вверх торчащие. Щетинки хохолка почти перистые (бородки в 1.5—4.0 раза превышают их поперечник), белые. Стебли растопыренно-ветвистые в нижней половине, угловато-бороздчатые, в узлах обычно коленчато-согнутые.

Невысокие многолетние многостебельные травянистые растения с мощным волокнистым стержневым корнем. Листья линейные цельные, цельнокрайные, обычно с сильно завернутым вниз краем почти до средней жилки, сидячие, не низбегающие.

Тип: *J. olgae* Regel et Schmalh.

1. *J. olgae* Regel et Schmalh., 1881, Изв. Общ. любит. естествозн. антроп. этногр. 34, 2 : 51; Ильин, 1962, Фл. СССР, 27 : 620; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 388. — *J. elegantissima* Iljin, 1962, Фл. СССР, 27 : 722, 608.

Описан из Таджикистана. Лектотип (Чернева, h.l.): «In Turkestaniae valle fluvii Sarawschan prope Pachud 5000′ alt. (1870. 6. VI.), O. Fedtschenko» (LE).

Узбекистан (Зап. Тянь-Шань: хребет Кураминский; Памиро-Алай: хребты Туркестанский, Мальгузарский, Нуратау, Зарафшанский, Гиссарский, Зирабулак — Зиадинские горы); Киргизстан (Памиро-Алай: хребет Туркестанский); Таджикистан (Зап. Тянь-Шань: хребты Моголтау, Кураминский; Памиро-Алай: хребты Туркестанский, Зарафшанский).

Из Гиссарского хребта («Pamir-Alaj, fontes fluminis Jakkabag, in vicinitate pagi Taschkurgan, in gypsaceis, 4 VII 1936, n 624, V. Botschantzev, A. Butkov», LE) описан *J. elegantissima* Iljin, который ничем не отличается от *J. olgae* Regel et Schmalh., но автором вида был помещен в секцию *Penduliflorae* Iljin и сравнивался с *J. robusta* Schrenk (эндемом Чуилийских гор).

2. *J. ferganica* (Iljin) Iljin, 1962, Фл. СССР, 27 : 621, табл. 47, рис. 2; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 388. — *J. olgae* var. *ferganica* Iljin, 1925, Тр. Туркест. научн. общ. 2 : 16.

Описан из Узбекистана. Лектотип (Чернева, h.l.): «Скобелевский у., сев. склон Алайского хребта, басс. Шахимардана, сланцевый склон близ с. Пульган, 21 V 1916, В. Дробов» (LE).

Узбекистан (Памиро-Алай: хребты Алайский, Туркестанский, Мальгузарский); Киргизстан (Памиро-Алай: хребет Алайский).

Близок к *J. olgae* Regel et Schmalh., отличается от него отогнутыми (а не прижатыми) остроконечиями наружных листочков обертки.

2. *J. kuraminensis* Iljin, 1961, Бот. мат. (Ленинград), 21 : 387; он же, 1962, Фл. СССР, 27 : 622, табл. 47, рис. 3; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 388.

Описан из Таджикистана. Тип: «Jugum Kuraminense, declivitas australis pars media villis fluminis Zadvod, gramineto-artemisietum in declivitate septentrionali occidentali, 2000 m supra mare, 5 VIII 1947, n 128, V. Nikitin, G. Sidorenko» (LE).

Узбекистан (Зап. Тянь-Шань: хребты Каржантау — юг, Угамский — юг, Кураминский); Киргизстан (Зап. Тянь-Шань: хребты Каржантау, Угамский, Чаткальский, Ферганский); Таджикистан (Зап. Тянь-Шань: хребет Кураминский).

Вид близок к *J. ferganica* (Iljin) Iljin и отличается от него железистыми, без паутинистого опушения (а не беловато-паутинистыми, без железок) стеблями.

4. *J. xeranthemoides* Iljin, 1924, Бот. мат. (Ленинград), 5, 11—12 : 171; он же, 1962, Фл. СССР, 27 : 623, табл. 47, рис. 1; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии. 10 : 388.

Описан из Узбекистана. Лектотип (Чернева, h.l.): «Inter pag. Utsch-Kurgan et montes Arpalyk, 1913, n 1950, N. A. Dessiatova» (LE).

Узбекистан (Ферганская долина: степь Туя-Муюн, Памиро-Алай: хребет Алайский); Киргизстан (Памиро-Алай: хребет Алайский).

От всех видов секции отличается более широкими, плосковатыми, сильно выдающимися из корзинки внутренними щетинками хохолка.

Секция 2. *Nanae* Iljin, 1962, Фл. СССР, 27 : 725, 651; секция *Penduliflorae* Iljin, 1962, Фл. СССР, 27 : 721, 602, p. p., quoad ser. *Apodae* Iljin.

Корзинки одиночные на верхушках укороченных, 1—5 см выс., стеблей или сидячие в плотной розетке на верхушках каудексов, многоцветковые (до 20), 10—25 мм в диам. Обертка чашевидная или почти цилиндрическая, у основания округлая. Листочки обертки черепитчатые, 3—4-рядные, коротко заостренные, все прижатые или только наружные слегка отогнутые. Семянки неясно 4-гранные, голые, гладкие или с отдельными зубчиками под зубчатой коронкой. Венчики 13—35 мм дл., у краевых цветков незначительно расширенные и слегка отогнутые наружу, у серединных цветков вверх торчащие или не все вверх торчащие, а слегка отогнутые наружу. Щетинки хохолка белые, коротко перистые или почти шероховатые (*J. monticola*). Низкорослые полукустарнички с хорошо развитыми, обильно ветвистыми одревесневшими, как правило, сближенными каудексами, обычно густо покрытыми остатками черешков старых листьев, образуют плотные дерновинки. Стебли очень короткие, чаще растения бесстебельные, обычно с плотной розеткой листьев на верхушках каудексов или у основания укороченных стеблей.

Тип: *J. abramovii* Regel et Herd.

Подсекция 1. Pinnatae Tschern. subsect. nov. — Folia omnia pinnatisecta vel pinnatipartita.

Typus: *J. abramovii* Regel et Herd.

Листья все перисторассеченные или перистораздельные.

Тип: *J. abramovii* Regel et Herd.

1. *J. abramovii* Regel et Herd. 1881, Изв. Общ. любит. естествозн. антроп. этногр., 34, 2 : 53; Ильин, 1962, Фл. СССР, 27 : 652, табл. 50, рис. 2; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 393.

Описан из Таджикистана. Тип: «In Turkestania in valle fluvii Sarawschan prope Kuli-Kalon, 9500′ alt. O. Fedtschenko» (LE).

Киргизстан (Памиро-Алай: хребты Алайский — зап., Туркестанский — вост.). Таджикистан (Памиро-Алай: хребет Зарафшанский).

2. *J. monticola* Iljin, 1924, Бот. мат. (Ленинград), 5, 11—12 : 166; он же, 1962, Фл. СССР, 27 : 703; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 393.

Описан из Казахстана. Лектотип (Чернева, h.l.): «Karatau, Mindshelke, 15 VI 1908, N 478a, B. Fedtshenko» (LE).

Казахстан (Зап. Тянь-Шань: хребет Каратау).

Вид очень близок к *J. abramovii* Regel et Herd., от которого отличается прямостоящими (а не согнутыми вниз) цветоносами, более мелкими, 10—15 мм (а не 15—20 мм) в диам., корзинками, более короткими, 13—14 мм (а не 18—25 мм) дл., венчиками и почти шероховатыми (а не короткоперистыми) щетинками хохолка.

3. *J. tapetodes* Iljin, 1932, Изв. Бот. сада АН СССР, 30 : 344; он же, 1962, Фл. СССР, 27 : 654, табл. 40, рис. 13—16, 48, рис. 1; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 393.

Описан из Туркменистана. Тип: «Jugum Kugitang, prope pagum Kugitang, 2500 m, 23 VIII 1928, N 1457, E. Bobrov» (LE).

Туркменистан (Памиро-Алай: хребет Кугитанг), Узбекистан (Памиро-Алай: хребты Кугитанг, Гиссарский).

Вид близок к *J. abramovii* Regel et Herd. и *J. monticola* Iljin, от которых хорошо отличается в первую очередь очень короткими, до 1 см (а не 3—20 см) выс., цветоносами, от чего растение кажется почти бесстебельным.

Подсекции 2. Integrae Tschern. subsect. nov. — Folia omnia integra vel lyratisecta. Typus: *J. caespitosa* C. Winkl.

Листья все цельные или лировидно-рассеченные.

Тип: *J. caespitosa* C. Winkl.

4. *J. caespitosa* C. Winkl. ex Iljin, 1925, Тр. Туркест. науч. общ. 2 : 27, табл. 10, рис. 2; Черн. и Цукерваник, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 388. — *J. apoda* Iljin, 1933, Изв. Тадж. базы АН СССР, 1, 1 : 66; он же, 1962, Фл. СССР, 27 : 619, табл. 48, рис. 2.

Описан из Таджикистана. Тип: «Горы Ходжа-Кадиан, А. Регель» (LE).

Узбекистан (Памиро-Алай: хребты Гиссарский — юго-зап. отроги, Бабатаг), Таджикистан (Памиро-Алай: хребет Бабатаг, низкогорья Южного Таджикистана).

5. *J. antoninae* Iljin, 1937, Бот. мат. (Ленинград), 7, 3 : 56, рис. 3; он же, 1962, Фл. СССР, 27 : 656; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 393.

Описан из Туркменистана. Тип: «Montes Kopet-Dagh. Distr. Bacharden. In decliviis lapidosis inter pagum Tazy-Taplan et montes Tazy-Taplanly, 6 VII 1935, N 423, A. Borissova» (LE).

Туркменистан (хребет Копетдаг — юго-зап.).

Вид близок к *J. caespitosa* C. Winkl., от которого хорошо отличается более мелкими, 4—15 мм дл. и 3—6 мм шир. (а не 10—20 мм дл. и 6—8 мм шир.), овальными или почти лопатчатыми (а не продолговатыми), сверху серопаутинистыми, снизу беловойлочными (а не зеленоватыми, с обеих сторон тонкопаутинистыми) листьями, более мелкими, 10—19 мм выс., 5—6 мм в диам. (а не 20—25 мм выс., 10—12 мм в диам.) корзинками и очень короткоперистыми (а не короткоперистыми) щетинками хохолка.

Секция 3. Pendentiflorae Tschern. sect. nov. — Секция *Penduliflorae* Iljin, 1962, Фл. СССР, 27 : 721, 602, p. max. p., excl. typo et ser. *Apodae* Iljin.

Calathidia solitaria apice ramorum aphyllorum elongatorum sita, multiflora (15—20 flora), 7—15 mm in diam. Involucri cupuliformis vel anguste cupuliformis, basi pro more rotundati phylla 4—7 seriata, imbricata, appressa, paleacea, breviter aristatim acutata. Achaenia indistincte tetragona, glabra, longitudinaliter teretia, sub pappo coroniformi denticulato cingulo denticulorum ornata. Corollae 20—30 mm longae, marginales pendulae, centrales erectae. Pappi setae albae plumosae vel breviter plumosae.

Plantae perennes, caudicibus lignosis incrassatis, caulibus simplicibus tenuibus, saepius ramis elongatis paucis in dimidio inferiore tantum plerumque foliosis instructis. Folia mollia, integra, dentata vel pinnatisecta, glabra vel arachnoidea, caulina late vel anguste breviter decurrentia, rarius sessilia, haud decurrentia, margine plerumque revoluta vel plana.

Sectio species arcte affines a regione montium media ad promontoria et deserta distributas complectens.

Typus: *J. trautvetteriana* Regel et Schmalh.

Корзинки одиночные на верхушках удлиненных безлистных ветвей, многоцветковые (15—20), 7—15 мм в диам. Обертка чашевидная или узкочашевидная, обычно у основания округлая. Листочки обертки 4—7-рядные, черепитчатые, прижатые, пленчатые, коротко остистозаостренные. Семянки неясно 4-гранные, голые, продольно-вальковатые, под зубчатой окраиной с пояском зубчиков. Венчики 20—30 мм дл., краевые — повислые, центральные — вверх торчащие. Щетинки хохолка белые, перистые или короткоперистые.

Растения многолетние, с утолщенными одревесневшими каудексами и тонкими простыми, чаще незначительно удлиненно-ветвистыми стеблями, обычно облиственными только в нижней половине. Листья мягкие, цельные, зубчатые или перисторассеченные, голые или паутинисто-опушенные, стеблевые — широко или узко коротконизбегающие, реже — сидячие, не низбегающие, обычно с завернутым вниз краем или плоские.

Секция объединяет группу близкородственных видов, распространенных от среднего пояса гор до предгорий и пустынь.

Тип: *J. trautvetteriana* Regel et Schmalh.

1. *J. komarovii* Iljin, 1924, Бот. мат. (Ленинград), 5, 4 : 59; он же, 1962, Фл. СССР, 27 : 606; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 385. — *J. kamelinii* Iljin, 1962, цит. соч. : 721, 607.

Описан из Таджикистана. Лектотип (Чернева h.l.): «Schugnan, in valle fl. Garmtschaschma, 31 V 1914, N 96, N. Tuturin, P. Bessedin» (LE).

Таджикистан (Памиро-Алай: хребты Туркестанский, Зарафшанский, Гиссарский; Зап. Памир).

От всех видов секции отличается наличием четковидных уплощенных волосков (кроме сидячих железок) в опушении стебля и листьев.

2. *J. trautvetteriana* Regel et Schmalh. 1881, Изв. Общ. любит. естествозн. антроп. этногр. 34, 2 : 52; Ильин, 1962, Фл. СССР, 27 : 608; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 386.

Описан из Узбекистана. Лектотип (Чернева, h.l.): «In Turkestaniae valle fluvii Sarawschan in montibus Aksai, 3000′—6000′ alt. 16 V 1869, O. Fedtschenko» (LE).

Узбекистан (долина р. Сырдарьи, Памиро-Алай: хребты Нуратау, Мальгузарский, Зарафшанский, Туркестанский, Зирабулак — Зиадинские горы, Гиссарский), Таджикистан (Памиро-Алай: хребет Зарафшанский).

Листья ланцетные, цельные, цельнокрайные, сверху зеленые, голые, снизу — серопаутинистые; корзинки паутинистые; листочки обертки все более или менее прижатые, вверх торчащие.

3. *J. gracilis* Iljin, 1924, Бот. мат. (Ленинград), 5, 4 : 60; он же, 1962, Фл. СССР, 27 : 609; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 386. — *J. popovii* Iljin, 1928, Изв. Главн. бот. сада СССР, 27, 1 : 80. — *Stechmannia popovii* (Iljin) Soják, 1962, Novit. Bot. Prag. : 48.

Описан из Узбекистана. Тип: «Baissun, 4300′, 6 VI 1897, N 3258, Lipsky» (LE).

Туркменистан (Памиро-Алай: хребет Кугитанг), Узбекистан (Памиро-Алай: хребты Кугитанг, Гиссарский — зап.).

Близок к *J. trautvetteriana* Regel et Schmalh., от которого отличается с обеих сторон одноцветными, зелеными, голыми листьями и голыми корзинками, а также наружными листочками обертки, заостренными в зеленоватые травянистые остроконечия, отогнутые наружу.

4. *J. cephalopoda* Iljin, 1938, Бот. мат. (Ленинград), 7, 11 : 244, рис. 1; он же, 1962, Фл. СССР, 27 : 610; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 386.

Описан из Казахстана. Тип: «Kazahstania, montes Karatau, ad radices orientales, prope lacum Kysyl-Kul, 21 V 1936, N 83, G. Mikeschin» (LE).

Казахстан (Закаратауская подгорная равнина, Зап. Тянь-Шань: хребет Каратау).

Листья линейные, цельные, цельнокрайные, сверху голые, снизу серовато-паутинистые; стеблевые — узко- и коротконизбегающие, по краю до средней жилки завернутые. Стебель прямостоящий, в соцветии расставленно-ветвистый.

5. *J. karatavica* Iljin, 1924, Бот. мат. (Ленинград), 5, 4 : 60; он же, 1962, Фл. СССР, 27 : 615; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 387.

Описан из Казахстана. Тип: «Сырдарьинская обл., Перовский у., между озером Ащи-Куль и Каратаускими горами, около Баялыма, 4 VI 1911, В. Никольский» (LE).

Казахстан (Муюнкум, Закаратауская подгорная равнина).

Листья линейные, расставленно-зубчатые, с сильно завернутым вниз краем, с обеих сторон зеленые; прикорневые и нижние стеблевые стянуты в черешок, средние — низбегающие. Стебель прямостоящий, в верхней половине незначительно коротковетвистый.

6. *J. kopetensis* Rech. f. 1940, Feddes Repert. 48 : 149, tab. 306, fig. 2; Rech. et Wagenitz, 1979, in Rech. f. Fl. Iran. 139 a : 189, tab. 182.

Описан из сев.-вост. Ирана. Тип: «In jugo Alam-Ali inter Quchan et Lotfabad, 1450—2000 m, N 1653, K. Rechinger» (W).

Иран (сев.-вост.).

Листья линейно-ланцетные, цельные, цельнокрайные или у основания с 1 парой зубчиков, с завернутым вниз краем, с обеих сторон серые, сверху тонкопаутинистые, снизу серовойлочные; прикорневые и нижние стеблевые оттянутые в короткий черешок, стеблевые коротконизбегающие. Стебель прямостоящий, вильчато-ветвистый в верхней половине, с почти дугообразно восходящими ветвями.

7. *J. shahrestanica* Rech. f. 1979, Fl. Iran. 139 a : 191, tab. 185.

Описан из центрального Афганистана. Тип: «In declivibus saxosis (Tonschiefer) 37 km SW Panjao versus jugum Waras, 2600 m, 30 VI 1967, N 36553, K. Rechinger» (W).

Афганистан (юго-зап., центр.).

Листья узколанцетные, плоские, цельные, цельнокрайные, с обеих сторон (снизу гуще) рыхло паутинистые; прикорневые и нижние стеблевые — на пленчатых коротких черешочках, средние стеблевые — сидячие, не низбегающие. Стебель прямостоящий, удлиненно-ветвистый в верхней трети.

8. *J. variabilis* Aitch. et Hemsl. 1888, Trans. Linn. Soc. (London), 3 : 80, tab. 34. — *J. megajantha* Rech. f. 1955, Dan. Biol. Skr. 8, 2 : 174, fig. 118. — *J. radians* Boiss. subsp. *variabilis* (Aitch. et Hemsl.) Wagenitz, 1979, in Rech. f. Fl. Iran. 139 a : 190, tab. 184. p. max. p.

Описан из сев.-зап. Афганистана. Тип: «M. Paropamisus, 26 V 1885, N 572, Aitchison» (G, iso — K, LE).

Афганистан (сев.-зап., юго-вост., вост.), Пакистан (зап.).

Листья ланцетные, цельные, цельнокрайные (или стеблевые по краю расставленно вырезанно-зубчатые), плоские, сверху густожелезистые, тонкопаутинистые, снизу серовато-войлочные; прикорневые и нижние стеблевые на коротких крепких черешках; стеблевые коротконизбегающие. Стебель прямостоящий, незначительно ветвистый в верхней половине.

9. *J. bucharica* C. Winkl. 1886, Тр. Петерб. бот. сада, 9, 2 : 525; Ильин, 1962, Фл. СССР, 27 : 611; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 386.

Описан из Таджикистана. Лектотип (Чернева, h.l.): «In terrae Bucharae declivibus occidentalibus montis Chodscha-Kadian prope oppidum Kabadian in fluvii Kafirnagan ripa sinistra alt. c. 4000′, 20 IV—2 V 1883, A. Regel» (LE).

Таджикистан (Памиро-Алай: южные отроги Гиссарского хребта; низкогорья Южного Таджикистана).

Листья ланцетные, обычно перистозубчатые, перисторассеченные или почти лировидные, плоские, сверху тонкопаутинистые, снизу серовойлочные; прикорневые и нижние стеблевые на мягких, слегка расширенных черешках; средние и верхние стеблевые листья сидячие, не низбегающие. Стебель простой или незначительно ветвистый в нижней половине.

10. *J. lasiopoda* Trautv. 1883, Тр. Петерб. бот. сада, 8, 2 : 510; Ильин, 1962, Фл. СССР, 27 : 614; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 387, p. p. — *J. radians* Boiss. subsp. *variabilis* (Aitch. et Hemsl.) Wagenitz, 1979, in Rech. f. Fl. Iran. 139 a : 190, p. min. p.

Описан из Туркменистана. Тип: «Prope Achal-Take, 1882, N 2416, M. Smirnow» (LE).

Туркменистан (хребет Копетдаг), Афганистан (сев.-зап.).

Листья широколанцетные, перисторассеченные, боковые сегменты ланцентные, по краю обычно волнистые, с узко завернутым краем, сверху зеленоватые, тонкопаутинистые, снизу серовойлочные; прикорневые и нижние стеблевые стянуты в мягкий, у основания расширенный черешок; средние и верхние — сидячие, с ушками, не низбегающие. Стебель толстоватый, в верхней трети коротковетвистый.

11. *J. winkleri* Iljin, 1962, Фл. СССР, 27 : 722, 616; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 387. — *J. lasiopoda* auct. non Trautv.: Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 387, p. p.

Описан из Узбекистана. Тип: «Prov. Fergana distr. Margelan, prope pagum Assake, 4 V 1913, N 426, N. Dessjatova» (LE).

Киргизстан (Зап. Тянь-Шань: хребты Чаткальский, Ферганский; Памиро-Алай: хребты Туркестанский, Алайский), Узбекистан (Ферганская долина; долина р. Сырдарьи; Зап. Тянь-Шань: хребет Кураминский; Памиро-Алай: хребты Туркестанский, Зарафшанский, Нуратау, Зирабулак — Зиадинские горы), Таджикистан (долина р. Сырдарьи).

Листья продолговатые, лировидно-раздельные или выемчато-зубчатые, боковые доли плоские, сверху зеленоватые, очень тонкопаутинистые, снизу серовойлочные; прикорневые и нижние стеблевые стянуты в черешок; средние и верхние стеблевые — низбегающие. Стебель в верхней трети ветвистый.

12. *J. botschantzevii* Iljin, 1962, Фл. СССР, 27 : 722, 615; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 387, p. p.

Описан из Таджикистана. Тип: «Tadshikistania australis, montes Kojkitau in vicinitate pagi Ajvadzh, in decliviis schistosis, 17 V 1960, N 46, V. Botschantzev, T. Egorova» (LE).

Узбекистан (Памиро-Алай: хребет Бабатаг), Таджикистан (Памиро-Алай: низкогорья Южного Таджикистана), ? Афганистан (юго-вост.).

Листья перистораздельные или перисторассеченные, с линейными или продолговатыми, 2—3 мм шир., по краю волнистыми сегментами, с обеих сторон серо-зеленые, рыхлопаутинистые, снизу гуще; прикорневые и нижние стеблевые стянуты в длинный черешок; средние и верхние — сидячие, полустеблеобъемлющие, с приросшими к ветке ушками. Стебель ветвистый в основном в нижней половине или по всей длине.

Нахождение для Афганистана приведено по сборам P. Furse: «Kandahar to Ghasni, 4.500′ alt. Low hill of conglomerate rock and caked carth facing S. E. Some low serub, 26 IV 1964, N 5598, P. Furse» (LE). Эти гербарные материалы предположительно отнесены к *J. botschantzevii*, их местонахождение оторвано от компактного ареала этого вида и вклинивается в ареал *J. variabilis* Aitch. et Hemsl., однако морфологически они ближе к *J. botschantzevii*. Возможно, в районе юго-восточного Афганистана встречается особый вид *Jurinea*, очень близкий к *J. botschantzevii*.

13. *J. tadshikistanica* Iljin, 1962, Фл. СССР, 27 : 723, 617. — *J. botschantzevii* auct. non Iljin: Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 387, p. p.

Описан из Таджикистана. Тип: «Tadshikistania, in valle fluminis Vachsch, in decliviis schistosis montis Buritau, 3 V 1937, N 519, V. Nikitin» (LE).

Таджикистан (Памиро-Алай: низкогорья Южного Таджикистана).

Очень близок к *J. botschantzevii* Iljin и отличается от него только перистолопастными с более широкими, 5—6 мм шир., яйцевидными, плоскими, не волнистыми лопастями листьями. Стебель ветвистый в нижней половине.

14. *J. radians* Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 577. — *J. radians* Boiss. subsp. *radians* Wagenitz, 1979, in Rech. f. Fl. Iran. 139 a : 190, tab. 183, 210, fig. 2, 269, fig. 1.

Описан из Ирана. Лектотип (Wagenitz, l.c.): «Persia orientalis, prope Schahrud, 31 V 1858, Bunge» (G, iso — LE).

Иран (вост., центр.).

15. *J. psammophila* Iljin, 1924, Бот. мат. (Ленинград), 5, 4 : 58; он же, 1962, Фл. СССР, 27 : 612, табл. 40, рис. 8; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 387.

Описан из Узбекистана. Лектотип (Чернева, h.l.): «Sub monte Ak-tau, 6 V 1916, N 212, S. Filatov» (LE).

Узбекистан (Кызылкум, Каршинская степь).

Листья мягкие, с обеих сторон серые, паутинисто опушенные, снизу гуще, перисторассеченные почти до средней жилки, боковые сегменты зубчатые, по краю волнистые и завернутые вниз; стеблевые листья узконизбегающие. Обертки 25 мм дл. и 10—15 мм в диам. Стебли незначительно ветвистые в нижней половине, ломкие.

Очень близкий к *J. radians* Boiss. вид, от которого отличается более крупными (25 мм, а не 18—20 мм дл.) корзинками и узконизбегающими (а не сидячими) стеблевыми листьями.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 97-04-49832).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ильин М. М. Наголоватка — *Jurinea* Cass. // Флора СССР. М.; Л., 1962. Т. 27. С. 538—704.

Чернева О. В. Критический обзор видов секций *Corymbosae* Benth. и *Suffrutices* Iljin рода *Jurinea* Cass. (*Asteraceae*) // Новости сист. высш. раст. 1998а. Т. 31. С. 250—256.

Чернева О. В. Конспект видов секций *Stechmannia* и *Derderia* рода *Jurinea* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1998б. Т. 83. № 9. С. 98—105.

Rechinger K. H., *Wagenitz G. Jurinea* // Flora Iranica. Graz, 1979. Lfg. 139a. 286 S.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 17 II 1999

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (470.51)

© О. Г. Баранова, А. Н. Пузырев

НОВЫЕ АБОРИГЕННЫЕ ВИДЫ ФЛОРЫ УДМУРТИИ

O. G. BARANOVA, A. N. PUZIRJEV. NEW ABORIGINAL PLANT SPECIES OF THE UDMURTIA

Сообщается о местонахождениях и местообитаниях 13 новых для Удмуртии аборигенных видов растений.

Ключевые слова: флора, Удмуртия.

В результате ежегодных интенсивных исследований аборигенной флоры Удмуртии за последние 20 лет список видов увеличился более чем на 130 растений. Не явился исключением и 1998 г., в течение которого было выявлено 7 новых видов. Остальные 6 видов были обнаружены в другие годы. 4 вида (*Falcaria vulgaris*, *Vicia cassubica*, *Teloxys aristata*, *Rorippa austriaca*) уже указывались для республики ранее, но только в качестве адвентивных (Ильминских и др., 1984; Пузырев, 1985; Баранова и др., 1992). Краткие сведения о местонахождениях и местообитаниях всех новых для республики видов приводим ниже, при этом их названия даем по С. К. Черепанову (1995).

Carex echinata Murr. Игринский р-н, в 2.5 км восточнее пос. Малягурт, по краю заболоченного сосново-березового леса рядом с узкоколейной ж.-д. Игра—Валамаз, большая группа плодоносящих растений, 7 VIII 1998, А. Пузырев, М. Полозов.

Этот вид, характерный для северной части Вятско-Камского междуречья, отмечается в северных районах Кировской и Пермской областей (Определитель..., 1975; Овеснов, 1997). Ранее уже указывался для Удмуртии (Ефимова, 1972), по-видимому, ошибочно, так как все просмотренные нами гербарные образцы, хранящиеся в гербарии Удмуртского государственного университета (УдГУ) и определенные как *C. echinata*, принадлежали другим видам рода *Carex*.

Dianthus fischeri Spreng. Красногорский р-н, в 2.5 км юго-восточнее пос. Кокман, на песчаной полосе между узкоколейной ж.-д. Игра—Валамаз и сосновым лесом.

Один экземпляр этого растения был найден в 1995 г. О. Г. Барановой вместе со студентами УдГУ и впоследствии определен М. Л. Кузьминой. В 1998 г. найден нами в 1 км восточнее первого местонахождения на опушке соснового леса.

Digitalis grandiflora Mill. и *Teloxys aristata* (L.) Moq. найдены нами 17 IX 1998 на остепненном склоне коренного берега р. Кечевки, в 1 км от пос. Яган Малопургинского р-на.

Имеются два литературных источника, указывающих на возможность произрастания наперстянки в Удмуртии. А. Д. Фокин (1929) писал, что наперстянка становится обычной на востоке Вятского края. В Кировском музее имеется его гербарный сбор 1926 г. из окрестностей с. Пьяный Бор (ныне с. Красный Бор Агрызского р-на Республики Татарстан), где вид был обнаружен в массе в 1998 г. О. Г. Барановой. Л. И. Иванина (1981) указывает его для г. Ижевска, но на основании какого источника неизвестно, так как гербарных сборов и других литературных данных с территории Удмуртии нам найти не удалось.

Euphorbia korshinskyi Geltm. Впервые был найден на остепненном склоне коренного берега р. Камы: в окрестностях с. Перевозное Воткинского р-на, 17 V 1989, О. Баранова (опр. Д. В. Гельтман).

На территории Удмуртии в настоящее время выявлено еще 8 местонахождений вида. Большей частью они приурочены к южным склонам коренных берегов рек с реликтовой лесостепной растительностью, реже молочай встречается на пойменных лугах р. Камы и склонах ж.-д. выемок.

Falcaria vulgaris Bernh. Алнашский р-н, в 1 км восточнее д. Ниж. Сырьез, остепненный суходольный луг на склоне левого коренного берега р. Чаж, 26 IV 1998, А. Пузырев, В. Шадрин.

Glyceria fluitans (L.) R. Br. Обнаружен в двух районах республики: Увинский р-н, в окрестностях с. Поршур-Тукля, на влажной просеке близ заболоченного берега р. Изейки, 25 VII 1998, А. Пузырев, Н. Веселкова, Е. Маркова; Игринский р-н, юго-западная окраина пос. Малягурт, у ж.-д. насыпи, 7 VIII 1998 г., А. Пузырев, М. Полозов.

Европейский вид, в качестве довольно редкого растения указывается для соседних областей (Определитель..., 1975; Определитель..., 1979; Овеснов, 1997). Ранее отмечался для Удмуртии (Ефимова, 1972) на основании ошибочных определений.

Myriophyllum sibiricum Kom. Гербарный образец, собранный 20 VII 1951 студентами УдГУ под руководством Т. П. Ефимовой у д. Кездур Кезского р-на, хранящийся в гербарии Удмуртского университета как *M. verticillatum*, был переопределен в 1998 г. О. Г. Барановой.

Rhynchospora alba (L.) Vahl. Красногорский р-н, недалеко от пос. Малягурт Игринского р-на (2.5 км к востоку-северо-востоку), на открытом сфагновом болоте, 8 VIII 1998, А. Пузырев, М. Полозов, А. Перевощиков.

Rorippa austriaca (Crantz) Bess. Игринский р-н, в 4 км севернее д. Сепож, по заросшим старицам и по берегам р. Иты, 22 VII 1997, О. Баранова, Н. Баженова.

Sieglingia decumbens (L.) Bernh. Игринский р-н, в 2.5 км восточнее пос. Малягурт, 7 VIII 1998, А. Пузырев, М. Полозов.

Западноевропейский вид, являющийся очень редким в Средней России (Определитель..., 1986). Несмотря на то что М. С. Игнатов с соавт. (1990) рассматривает этот вид в качестве адвентивного для Московской обл., а также несмотря на отсутствие его в соседних с республикой Кировской, Нижегородской (Определитель..., 1975; Аверкиев, Аверкиев, 1985) и других областях, мы считаем его в Удмуртии аборигенным. Очевидно, на востоке Европейской России этот вид, как и некоторые другие западноевропейские растения (*Cynosurus cristatus*, *Scleranthus perennis* и др.), является очень редким и поэтому недостаточно хорошо изученным с точки зрения его распространения.

Typha laxmannii Lepech. Найдено два местонахождения в Камбарском р-не: г. Камбарка, берег пруда, 12 VIII 1991, А. Носков; пос. Кама, на влажном галечнике по краю небольшого водоема в долине р. Камы, 7 VIII 1992, А. Пузырев. Отмечен также в г. Ижевске (долина р. Позимь близ ул. Ракетной, VII—IX 1997, А. Пузырев). Все цитированные гербарные образцы определены Н. И. Науменко.

Хотя этот вид включен нами в состав аборигенной флоры Удмуртии, полной уверенности в его аборигенности у авторов нет. Отмечен в соседних регионах — Республике Татарстан и Пермской обл. (Папченков, 1985; Овеснов, 1997).

Vicia cassubica L. Каракулинский р-н, в 1.5 км юго-западнее д. Зуевы Ключи, коренной берег р. Камы с сосново-дубовым лесом, 23 VII 1992, О. Баранова. Наблюдался в этом месте в течение ряда лет по 1998 г. включительно. Вероятно, это местонахождение является одним из самых северных в Вятско-Камском междуречье.

В 1998 г. Барановой вид был найден в 5—10 км южнее указанного местонахождения на территории Татарстана (окрестности д. Зуево Агрызского р-на) в подобном местообитании, а также был отмечен в массе на территории Национального парка «Нижняя Кама» в Большом и Малом Бору близ г. Елабуги.

Образцы указанных выше видов растений хранятся в гербарии кафедры ботаники и экологии растений Удмуртского университета. Дублетные образцы переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН в г. Санкт-Петербурге (LE).

Авторы выражают глубокую благодарность Д. В. Гельтману, М. Л. Кузьминой, Н. И. Науменко за определение растений, а также Н. Н. Цвелеву за просмотр правильности определений ряда видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверкиев Д. С., Аверкиев В. Д. Определитель растений Горьковской области. Горький, 1985. 320 с.

Баранова О. Г., Ильминских Н. Г., Пузырев А. Н., Туганаев В. В. Конспект флоры Удмуртии. Ижевск, 1992. 141 с.

Ефимова Т. П. Определитель растений Удмуртии. Ижевск, 1972. 224 с.

Иванина Л. И. Род *Digitalis* L. — Наперстянка // Флора европейской части СССР. Л., 1981. Т. 5. С. 239—241.

Игнатов М. С., Макаров В. В., Чичов А. В. Конспект флоры адвентивных растений Московской области // Флористические исследования в Московской области. М., 1990. С. 5—120.

Ильминских Н. Г., Пузырев А. Н., Шадрин В. А. О некоторых редких и новых растениях во флоре Удмуртии // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 6. С. 877—880.

Овеснов С. А. Конспект флоры Пермской области. Пермь, 1997. 252 с.

Определитель растений Кировской области. Киров, 1975. Ч. 1. 256 с.

Определитель растений Мещеры. М., 1986. Ч. 1. 240 с.

Определитель растений Татарской АССР. Казань, 1979. 371 с.

Папченков В. Г. Новые и редкие виды растений для автономных республик Среднего Поволжья // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 12. С. 1696—1697.

Пузырев А. Н. Дополнение к адвентивной флоре Удмуртии // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 2. С. 268—271.

Фокин А. Д. Краткий очерк растительности Вятского края // Вятский край: В помощь учителю. Вятка, 1929. С. 1—20.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Удмуртский государственный университет
Ижевск

Получено 15 XII 1998

SUMMARY

Records and habitats of 13 new for Udmurtia aboriginal plant species are reported.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47 + 57) : 581.9 (470)

ПАМЯТИ АЛЕКСАНДРА ОСИПОВИЧА ТАРАСОВА (1914—1998)

S. I. GREBENYUK. IN MEMORIAM: ALEXANDER OSIPOVICH TARASOV (1914—1998)

4 августа 1998 г. скончался старейший сотрудник Саратовского государственного университета (СГУ), доктор биологических наук, профессор Александр Осипович Тарасов.

А. О. Тарасов родился 29 ноября 1914 г. в с. Селище Валдайского р-на Новгородской обл. в семье крестьян. После окончания школы-семилетки он поступил в педагогический техникум в г. Старая Русса. В 1932 г. в неполных 18 лет А. О. начал свою трудовую деятельность учителем начальной сельской школы. Одновременно он учится на заочном отделении естественного факультета Ленинградского педагогического института, который с отличием окончил в 1939 г., после чего работал учителем химии и биологии.

В конце 1941 г. А. О. был призван в армию. Знание химии сыграло определенную роль в его фронтовой судьбе: после двухмесячных курсов он был назначен командиром отделения отдельной роты химзащиты, а затем — начальником полевой химической лаборатории. Ратный путь старшего сержанта Тарасова отмечен орденом Красной Звезды, медалями «За отвагу», «За боевые заслуги», «За взятие Кёнигсберга», «За победу над Германией».

После демобилизации А. О. приезжает в Саратовскую обл., где продолжает свою педагогическую деятельность в Большеозерской средней школе. С 1946 г. судьба А. О. связана с СГУ, куда он был принят слушателем в годичную ассистентуру при кафедре морфологии и систематики растений биологического факультета, а затем оставлен на кафедре, где прошел все ступени от ассистента до профессора.

На формирование его научных интересов оказал влияние профессор А. Д. Фурсаев, который в то время заведовал кафедрой. Научные интересы А. О. были связаны с изучением флоры и растительности степей Приволжской возвышенности. По материалам исследований была написана и в 1953 г. защищена кандидатская диссертация на тему «Геоботанические и экологические исследования степных пастбищ Приволжской возвышенности в связи с их улучшением». С 1955 г. А. О. — доцент кафедры. Он намечает программу дальнейших научных исследований. На этот раз объект его изучения — флора и растительность степей и полупустынь Саратовского Заволжья. А. О. считал, что растительность и почвы настолько тесно связаны, что их нельзя изучать раздельно. Комплексные исследования позволили установить связь растительности с рельефом и почвами, выявить основные закономерности географического распространения зональных и азональных типов растительности, развить представление о происхождении и эволюции флоры и растительности степей и полупустынь. Результаты многолетних исследований были обобщены в докторской диссертации «Генезис флоры и растительности Южного Заволжья», которую он защитил в 1971 г., а в следующем году ему была присвоена ученая степень доктора биологических наук.

В 1973 г. А. О. предложили возглавить кафедру почвоведения, которая впоследствии была реорганизована в кафедру геоботаники и почвоведения, а в 1980 г. — в кафедру экологии. В 1988 г. произошло слияние этой кафедры с кафедрой морфологии и систематики растений. Объединенной кафедрой А. О. заведовал один год, а затем до конца жизни продолжал работать профессором.

А. О. был человеком редкой работоспособности. Им были написаны и опубликованы учебные и методические пособия, научные статьи, составлены геоботанические карты Саратовской обл. и Нижнего Поволжья. К сожалению, большинство карт остались неопубликованными. Незавершенной осталась и монография «Растительность Нижнего Поволжья». Свою научную деятельность А. О. плодотворно сочетал с требованиями практики. Он опубликовал ряд работ, отвечающих запросам народного хозяйства.

А. О. был не только известным ученым-ботаником, но и прекрасным педагогом. За время своей многолетней преподавательской деятельности он читал лекции по самым разным курсам: систематике высших растений, геоботанике, экологии и охране природы, методике преподавания биологии, по разнообразным спецкурсам; проводил практические занятия, руководил полевой и школьной практиками, курсовыми и дипломными работами. Его лекции отличались глубиной, последовательностью изложения, оригинальностью. При разработке курсов он не ограничивался рамками одной научной дисциплины и всегда привлекал знания из смежных наук.

В круг особых интересов А. О. входила методика преподавания биологии для школьников, что несомненно связано с началом его трудовой деятельности именно в школе. По методике преподавания им были опубликованы ряд статей и методическое пособие. Будучи педагогом не только по образованию, но и по призванию, А. О. высоко ценил стремление молодых преподавателей к овладению педагогическим мастерством. Его курс методики преподавания биологии послужил основой формирования педагогических навыков у нескольких поколений преподавателей биофака.

А. О. принимал активное участие в организации и проведении учебно-производственных и производственных практик, природоведческих экспедиций, выезжал вместе со студентами, аспирантами, сотрудниками кафедры и Ботанического сада СГУ в различные районы Нижнего Поволжья. Будучи неприхотливым человеком, в полевых условиях легко переносил всякого рода неудобства.

А. О. был человеком широкой эрудиции и часто высказывал неординарные суждения по самым разнообразным вопросам, прививая молодежи стремление к формированию собственного взгляда по широкому кругу проблем. Он никогда не отказывал в помощи и консультациях сотрудникам, аспирантам, студентам, учителям средних школ, специалистам различных учреждений, щедро делясь своим богатым педагогическим и научным опытом.

А. О. — один из организаторов создания Ботанического сада СГУ, в котором он в течение 20 лет на общественных началах работал сначала директором, а затем — научным руководителем отдела флоры и растительности. Он был председателем профбюро биофака, членом месткома СГУ, заместителем декана, дважды — председателем конкурсной комиссии Всероссийского конкурса на лучшую студенческую научную работу по биологии. С 1986 по 1996 г. А. О. возглавлял Юго-Восточное отделение ВБО. В 1993 г. на учредительном съезде Русского ботанического общества он был избран Почетным членом общества.

За плодотворную научную и педагогическую деятельность А. О. награжден медалью «За доблестный труд в ознаменование 100-летия со дня рождения В. И. Ленина», медалью «Ветеран труда», знаком «Победитель социалистического соревнования 1975 г.».

Светлая память об А. О. навсегда останется в сердцах всех, кто его знал.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ А. О. ТАРАСОВА

1952. Степная растительность в районе трассы государственной лесной полосы Саратов—Камышин как очаг засорения лесопосадок // Учен. зап. Саратов. ун-та. Т. 29. Вып. биол.-почв. С. 299—324.

1953. Геоботанические и экологические исследования степных пастбищ Приволжской возвышенности в связи с их улучшением: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов. 24 с.

1955. Некоторые кормовые травы, перспективные для культуры в условиях Приволжской возвышенности // Науч. ежегодник Саратов. ун-та за 1954 г. Биол.-почв. фак. С. 263—265.

1956. Высшие растения: Учеб. пособие для студентов. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. 53 с. (Совместно с А. Д. Фурсаевым).

1958. Ботанические экскурсии в природу // Биология в шк. № 2. С. 26—31.

Геоботаническое районирование правобережья Саратовской области в связи с улучшением степных пастбищ // Науч. ежегодник Саратов. ун-та за 1955 г. С. 26—30.

Программа по методике преподавания биологии и химии для биологических и биолого-почвенных факультетов университетов // Сборник программ для биологических специальностей биологических и биолого-почвенных факультетов университетов. Минск. С. 3—16. (Совместно с И. А. Руцким).

1959. Влияние метеорологических условий на урожай степных плотнокустовых злаков // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 4. С. 123—126.

К вопросу о южной границе лесостепной зоны на территории Приволжской возвышенности // Материалы III совещ. по естественно-историческому и экономико-географическому районированию СССР для целей сельского хозяйства (25—29 мая 1959 г.). М. С. 78—79.

1960. К методике изучения некоторых семейств цветковых растений в 6-м классе // Политехническое обучение в школе. Биология. Вып. 5. Саратов. С. 3—13.

Методические указания к изучению темы «Строение цветкового растения» // Политехническое обучение в школе. Биология. Вып. 4. Саратов. С. 118—120.

Первые уроки по ботанике // Там же. С. 3—43.

Первые уроки по зоологии // Там же. С. 121—145.

1961. Высшие растения. Руководство для практических занятий. Изд. 2-е. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. 100 с. (Совместно с А. Д. Фурсаевым).

Использование и улучшение пастбищ Саратовской области // Межвуз. науч.-отчет. конф. «Университеты — сельскому хозяйству»: Тез. докл. М. С. 25—26.

Степная растительность заиргизской части Заволжья Саратовской области // Материалы VI Всеуральского совещ. по вопросам географии и охраны природы. Физико-географическое районирование. Уфа. С. 205—215.

1962. Опыт проведения педагогической практики на биологическом факультете СГУ // Конф. «Пути и методы совершенствования производственной практики в свете закона об укреплении школы с жизнью»: Тез. докл. М. С. 69—71.

1963. Введение в изучение систематики высших растений: Учеб. пособие для студентов. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. 164 с.

Геоботанические районы Заволжья Саратовской области // Вторая межвузовская конференция «Университеты — сельскому хозяйству»: Тез. докл. Л. С. 331—333.

Изучайте полезные растения нашей области // Материалы науч.-метод. конф. по опытнической работе «Юный опытник». Саратов. С. 191—194.

Формирование ареала малого суслика в Саратовском Заволжье // Совещание по вопросам зоологической картографии МОИП и Ин-та географии АН СССР: Тез. докл. М. С. 64—65. (Совместно с В. П. Денисовым).

1965. Методы обучения биологии в средней школе: Лекции для студентов вечернего и заочного отделений университетов. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. 36 с.

1967. Видовой состав деревьев и кустарников города Саратова // Интродукция и селекция растений на Урале. Свердловск. С. 131—134. (Совместно с И. Б. Миловидовой, Ф. А. Хруниным и В. А. Таренковым).

1968. К методике геоботанического изучения степных и пустынных фитоценозов // Вопросы биогеографии Среднего и Нижнего Поволжья. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. С. 231—242.

Некоторые итоги и перспективы научно-исследовательской работы Ботанического сада СГУ // Материалы по флоре и растительности Юго-Востока. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. С. 3—11.

О всестороннем изучении вида в целях систематики на примере *Festuca sulcata* (Hack.) Nym. // Учен. зап. Ульяновск. пед. ин-та. Т. 23. Вып. 3: Вопросы биологии семенного размножения. С. 41—49. (Совместно с Л. П. Худяковой).

Растительность, зоны, геоботанические районы // Вопросы биогеографии Среднего и Нижнего Поволжья. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. С. 7—56.

Экологические особенности *Festuca sulcata* (Hack.) Nym. и *Festuca valesiaca* Schleich. и их фитоценотическая роль в степях Саратовского Заволжья // Материалы по флоре и растительности Юго-Востока. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. С. 11—17. (Совместно с Л. П. Худяковой).

1969. Влияние погодных условий на урожай семян степных эдификаторов // Вопросы антэкологии: Материалы симпоз. по антэкологии (г. Пермь, 26—30 мая 1969 г.). Л. С. 55—56.

Геоботаническое районирование Пензенской, Ульяновской и Саратовской областей // Природное и сельскохозяйственное районирование СССР: Материалы 5-й Межвуз. конф. по природному и экон.-географ. районированию СССР для сельского хозяйства (Москва, 1—4 февр. 1967 г.). М. С. 180—182.

Генезис флоры и зональной растительности Южного Заволжья: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Саратов. 27 с.

1970. Виды флоры Южного Заволжья, пропущенные во «Флоре Юго-Востока» // Почвы и растительность Юго-Востока. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. С. 80—90. (Совместно с Е. И. Воробьевой).

Новые виды, подвиды, формы флоры Южного Заволжья // Там же. С. 91—101.

1971. К вопросу о генезисе флоры и зональной растительности Южного Заволжья. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. 67 с.

1972. Формирование ареала малого суслика (Citellus pigmaeus Pall.) в Заволжье // Труды комплексной экспедиции Саратовского ун-та по изучению Волгоградского и Саратовского водохранилищ. Вып. 2. Саратов. С. 119—125. (Совместно с В. П. Денисовым).

Хозяйственное значение видов флоры Южного Заволжья // Флора и растительность Юго-Востока. Саратов. С. 3—9.

1975. Геоботаническое районирование Южного (Саратовского) Заволжья // Вопросы ботаники Юго-Востока. Вып. 1. Саратов. С. 40—46.

Геоботаническое районирование Южного Заволжья (Саратовская область) // Природное и сельскохозяйственное районирование СССР: Материалы 4-й Межвуз. конф. по природному и экон.-геогр. районированию СССР. Москва, 27—29 мая 1971 г. М. С. 95—96.

Об истории формирования флоры и растительности Южного Заволжья // Тез. докл., представленных XII Междунар. бот. конгр. (Ленинград, 3—10 июля 1975 г.). Т. 2. Л. С. 131.

1976. О межвидовой сопряженности в сизотипчаково-осочковом (Festuca valesiaca + Carex supina) мозаичном фитоценозе // Бот. журн. Т. 61. № 1. С. 111—113. (Совместно с Е. И. Воробьевой).

Чернополынники Южного Заволжья // Вопросы ботаники Юго-Востока. Вып. 2. Саратов. С. 100—107.

1977. Анатомические особенности вегетативных органов степных осок / Саратов. гос. ун-т. Деп. в ВИНИТИ 11.04.77, № 1326—77 деп. (Совместно с В. И. Воробьевой и И. Ю. Шаровой).

Основные географические закономерности растительного покрова Саратовской области: Пособие к курсу «Ботаническая география СССР». Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. 21 с.

1978. Использование местных дикорастущих растений Нижнего Поволжья в кормовых целях // Новые кормовые культуры: Тез. докл. Всесоюз. конф. Саратов. С. 3.

Карта растительности [Саратовской области]: Масштаб 1 : 2 250 000 // Атлас Саратовской области. М.: ГУГК. С. 19. (Совместно с Е. И. Воробьевой).

К вопросу о скорости захвата свободной территории осокой ранней // Структурно-функциональные особенности естественных и искусственных биогеоценозов: Тез. докл. Всесоюз. совещ. (г. Днепропетровск, 26—28 окт. 1978 г.). Днепропетровск. С. 180—181. (Совместно с Е. И. Воробьевой и С. И. Гребенюк).

Сезонная динамика фитомассы степных осок // Вопросы охраны природы Урала и Поволжья: Тез. докл. Свердловск. С. 8.

1979. Динамика запасных углеводов у степных осок // Экология. № 2. С. 98—101. (Совместно с Е. И. Воробьевой).

Карта «Растительность европейской части СССР». Масштаб 1 : 2 500 000. ГУГК. (Совместно с Т. Г. Абрамовой, В. Д. Александровой и др.).

1981. Введение // Полевая практика по экологической ботанике. Саратов: Изд-во Саратов. гос. ун-та. С. 3—5.

Изучение системы «Растение—почва» в орошаемых и неорошаемых условиях: Отчет кафедры экологии о научной работе за 1976—1980 гг. (заключ.) / Биол. фак. Саратов. гос. ун-та; Рук. А. О. Тарасов; Исполн. А. О. Тарасов, Л. М. Болтова, А. Б. Семенова, С. И. Гребенюк, В. А. Болдырев, В. С. Сукачев, Е. И. Воробьева. Зарегистр. в ВНТИЦ 22.08.81; № ГР 76044010; Инв. № Б 997939. Саратов. 115 с.

К вопросу о скорости захвата свободной территории осокой ранней // Биогеоценологические особенности лесов Присамарья и их охрана. Днепропетровск. С. 104—110. (Совместно с Е. И. Воробьевой и С. И. Гребенюк).

Методы изучения растительности // Полевая практика по экологической ботанике. Саратов: Изд-во Саратов. гос. ун-та. С. 65—87. (Совместно с С. И. Гребенюк).

Накопление и распределение NPK в агрофитоценозах засушливой степи Заволжья // Тез. Всесоюз. совещ. по проблемам агрофитоценологии и агробиогеоценологии. Ижевск. С. 173—175. (Совместно с Т. В. Быховцевой).

Руководство к изучению лесов юго-востока европейской части СССР: Практ. руководство для студ. биол. фак. Саратов: Изд-во Саратов. гос. ун-та. 101 с.

Связь степной растительности с рельефом // Экология. № 1. С. 86—87. (Совместно с В. С. Сукачевым).

1982. Влияние солености воды на прорастание семян и рост листьев лотоса каспийского // Интродукция, акклиматизация, охрана и использование растений. Куйбышев. С. 105—108. (Совместно с В. А. Потемкиным).

К вопросу о соотношении важнейших экологических понятий // Флора степей и полупустынь (на примере Нижнего Поволжья). Волгоград. С. 74—82.

Стратегия экологических приспособлений растений, их популяций и растительных сообществ // Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев. С. 110—125.

1983. Сукцессионные смены растительности соровых депрессий в песках Северного Прикаспия // Сложение и динамика растительного покрова. Куйбышев. С. 13—20. (Совместно с Ю. В. Мамонтовым и С. И. Гребенюк).

1984. Итоги и перспективы изучения флоры Нижнего Поволжья // Состояние и перспективы исследования флоры средней полосы европейской части СССР: Материалы совещ. (Москва, дек. 1983 г.). М. С. 59—60.

Итоги и перспективы изучения экологии наземных и водных организмов в Нижнем Поволжье // Проблемы экологии и охраны природы в Нижнем Поволжье. Саратов. С. 3—8. (Совместно с Н. И. Лариной и Е. В. Каширской).

Научная и педагогическая деятельность Александра Дмитриевича Фурсаева (к 80-летию со дня рождения) // Вопросы ботаники Юго-Востока. Саратов. С. 5—10. (Совместно с А. А. Чигуряевой).

О биогеоценотическом направлении в изучении фитоценозов // Там же. С. 78—85.

Характерные особенности лесов на карбонатных почвах // Проблемы экологии и охраны природы в Нижнем Поволжье. Саратов. С. 9—17. (Совместно с В. А. Болдыревым).

1985. Геоботаническая характеристика некоторых плакорных дубрав Нижнего Поволжья на разных почвообразующих породах // Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы. Куйбышев. С. 3—11. (Совместно с В. А. Болдыревым и И. П. Шестаковой).

Некоторые варианты серий почв и растительности при зарастании подвижных песков Северного Прикаспия // Интродукция, акклиматизация, охрана и использование растений. Куйбышев. С. 104—110. (Совместно с Ю. В. Мамонтовым).

1986. К вопросу о семенном возобновлении клена платановидного // Вопросы экологии и охраны природы в Нижнем Поволжье. Саратов. С. 16—19.

Приерусланские пески как убежище редких видов растений // Бот. журн. Т. 71. № 12. С. 1689—1691. (Совместно с В. И. Гориным).

1987. Методическое пособие по курсу «Экология и охрана природы». (Для студентов биологических факультетов). Саратов. 16 с. (Совместно с В. А. Болдыревым).

Почвы и растительность окрестностей озера Эльтон // Труды комплексной экспедиции Саратов. ун-та по изучению Волгоградского и Саратовского водохранилищ: Среда обитания и жизнедеятельность организмов при антропогенном воздействии. Саратов. С. 13—24. (Совместно с Л. М. Болтовой и С. И. Гребенюк).

1988. Влияние сплошной рубки древостоя на экологическую структуру травянистого яруса в дубравах // Вопросы экологии и охраны природы в Нижнем Поволжье: Структура и организация популяций и экосистем. Саратов. С. 10—17. (Совместно с В. С. Сукачевым).

К вопросу о сезонной ритмике цветения степных осок // Вопросы ботаники Юго-Востока. Вып. 5. Саратов. С. 62—65. (Совместно с Е. И. Воробьевой).

1989. Экологические аспекты в преподавании ботаники в университете (Саратов) // Флористические исследования и требования ботаники в связи с перестройкой высшей школы. Владивосток. С. 99—103. (Совместно с Т. П. Рябовой).

1990. Экология и охрана природы: Учебное пособие. Саратов. 247 с.

1991. Структура растительного покрова Нижнего Поволжья // Бюл. МОИП. Отд. биол. № 5. С. 92—100.

1993. К вопросу о структуре степного фитоценоза // Вопросы ботаники Нижнего Поволжья. Саратов. С. 3—8. (Совместно с Е. Г. Михайлиной).

Некоторые особенности лесных опушек как экотонов // Там же. С. 8—15. (Совместно с О. А. Воронковым и В. С. Сукачевым).

1996. Красная книга Саратовской области: Растения, грибы, лишайники. Животные // Ком. охраны окружающей среды и природ. ресурсов Саратов. обл. Саратов: Регион. приволж. изд-во «Детская книга». 264 с. (Совместно с С. В. Арестовой, М. А. Березуцким, М. В. Буланой и др.).

© *С. И. Гребенюк*

Саратовский государственный
университет им. Н. Г. Чернышевского

Получено 10 III 1999

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 (520) (049.32)

Flora of Nagano Prefecture / Ed. by T. Shimizu. Nagano: Shinano Mainichi Press, 1997. 1735 p. (Флора префектуры Нагано / Под ред. Т. Симицу. Нагано: Синано Майничи Пресс, 1997. 1735 с.)

A. E. KOZHEVNIKOV. (*A REVIEW*). FLORA OF NAGANO PREFECTURE. 1997

«Flora of Nagano Prefecture» вышла в свет в декабре 1997 г. на японском языке. Сводка представляет собой фундаментальное издание, в котором обобщены ботанические сведения по биоразнообразию основных групп растений на территории префектуры Нагано: *Algae, Bryophyta, Pteridophyta* s. l. (включая *Equisetophyta* и *Lycopodiophyta*), *Gymnospermae* и *Angiospermae*. Это результат многолетней коллективной работы (разработка проекта начата в 1975 г.) японских специалистов из «Botanical Society of Nagano», основанного известным исследователем флоры Японии и Восточной Азии Т. Симицу в 1967 г.

В общем виде книга состоит из введения (с. i—xx), основной части (с.1—1674), указателей японских и латинских названий растений (с. 1675—1729) и заключения. Вводная часть включает следующие разделы: 1) цветные фотографии характерных представителей сосудистых растений природной флоры префектуры Нагано — альпийские (с. iii—iv), субальпийские (с. v), горные (с. vi—vii), низкогорные (с. viii), предгорные (colline) (с. ix) и водные (с. x) виды; 2) предисловие, написанное Shimizu (с. xi—xii); 3) введение, объясняющее, как пользоваться книгой (с. xiii—xv); 4) содержание (оглавление) (с. xvi—xx).

Основная часть сводки состоит из 4 крупных разделов, каждый из которых имеет соответствующие подразделы.

В первом разделе (с. 1—50), посвященном описанию условий природной среды, помещено 5 глав: «География», «Геология (общая характеристика)», «Геология (породы и минералы)»,«Климат» и «Растительность». Кроме того, текстовая часть этого раздела дополнена 3 цветными картами-вкладками по географии, геологии и современной растительности префектуры Нагано. В легенде к последней карте обозначены следующие выделы: альпийская растительность, субальпийские хвойные леса, субальпийские летне-зеленые леса, березняки, леса горных ущелий, горные хвойные леса, леса с преобладанием *Pinus densiflora*, горные луга и пастбища, вечнозеленые широколиственные леса, вторичные леса и плантации, сельскохозяйственные земли.

Второй раздел посвящен истории изучения флоры (с. 51—124) и содержит 2 главы. В 1-й главе отмечен вклад отдельных исследований в познание флоры этой территории, во 2-й главе охарактеризованы 4 основных этапа ее изучения.

Третий раздел — «Флора» (с. 125—1544); он включает в себя 5 крупных подразделов, содержащих обработки основных таксономических групп: *Algae* — с описанием отдельных видов (преимущественно представителей планктона из 7 основных озер префектуры) (с. 127—142); *Bryophyta* — с описанием только видов рода *Sphagnum* (приведены ключи для определения секций и видов, а также комментарии, цитирование исследованных гербарных образцов и иллюстрации для каждого вида) (с. 143—160); *Pteridophyta* — с ключами для определения всех семейств, родов, видов, подвидов и разновидностей, а также картами их географического распространения по территории префектуры (с. 161—166); *Gymnospermae* — с ключами для определения всех семейств родов, видов, подвидов и разновидностей, приведены также карты географического распространения многих видов и изображения репродуктивных органов характерных видов для каждого рода (с. 167—288); *Angiospermae* — подобно предыдущему (с. 289—1500).

Кроме того, этот раздел содержит 3 специальные главы, в которых приведены: 1) новые научные названия для 51 таксона различного статуса и ранга, впервые обнародованные в тексте «Flora of Nagano Prefecture» (с. 1501—1511); 2) список аборигенных видов и общие сведения о Myxomycetes (с. 1512—1518); 3) сведения об использовании компьютерных технологий при разработке проекта «Flora of Nagano Prefecture» (с. 1519—1544).

Четвертый, последний, раздел основной части книги (с. 1545—1674) посвящен ботанико-географическим аспектам изучения флоры префектуры Нагано и некоторым вопросам ее охраны. Он состоит из 3 глав, в которых обсуждаются общие ботанико-географические закономерности развития флоры на территории префектуры Нагано и Японии в целом (с. 1547—1563), особенности разграничения префектуры Нагано на 12 ботанических районов (с. 1564—1656) и памятники природы (с. 1656—1674).

Исторический раздел книги представляет особый интерес. В нем помещена обширная портретная галерея ботаников, в большинстве своем внесших значительный вклад в изучение флоры не только Японии, но и сопредельных территорий Восточной Азии. За редким исключением изображения этих ученых отсутствуют как в отечественной, так и в зарубежной специальной литературе.

На портретах изображены (в хронологической последовательности): Carl von Linne (с. 56), Carl Peter Thunberg (с. 57), Phillip Franz von Siebold (с. 58), Fridrich Anton Miquel (с. 59), Karl Ludwig von Blume (с. 60), Asa Gray (с. 60), К. Максимович (Carl Johann Maximowicz, с. 61), Paul Amedée Ludovic Savatier (с. 62), Urbain Jean Faurie (с. 63), Yoshio Tanaka (с. 63), Ryokichi Yatabe (с. 65), Jinzo Matsumura (с. 66), Kotaro Saida (с. 66), Tomitaro Makino (с. 67), Yonesaburo Yazawa (с. 69), Reizo Kono (с. 70), Hiroshi Shimura (с. 71), Kunimatsu Okada (с. 72), Koichi Tanaka (с. 73), Homi Shirasawa (с. 74), Hisakichi Takeda (с. 74), Kaitaro Koyama (с. 75), Yositada Yabe (с. 76), Takenoshin Nakai (с. 76), Gen-ichi Koidzumi (с. 78), Kiyotaka Hisauchi (с. 79), Hideo Koidzumi (с. 79), Itsuki Yokouchi (с. 80), Hiroshi Tobita (с. 82), Masatsugu Honda (с. 82), Jun-ichi Sugimoto (с. 83), Jisaburo Ohwi (с. 83), Fumio Maekawa (с. 83), Masao Kitagawa (с. 83), Hiroshi Hara (с. 84), Yasaka Hayashi (с. 86).

«Flora of Nagano Prefecture» содержит описания 2556 аборигенных таксонов видового и внутривидового ранга (подвиды, разновидности), в том числе *Algae* — 18 (преимущественно характерные для пресноводного планктона), *Bryophyta* — 32 (только из рода *Sphagnum*), *Pteridophyta* — 242 (включая 23 подвида и разновидности), *Gymnospermae* — 28 (включая 4 разновидности) и *Angiospermae* — 2236 (включая 293 подвида и разновидности). Кроме того, приведено 47 гибридов папоротникообразных, 2 гибрида голосеменных, а также 104 гибрида и 278 интродуцированных видов покрытосеменных.

Как было показано выше, с максимальной полнотой описано таксономическое разнообразие только сосудистых растений, к которым относятся *Pteridophyta, Gymnospermae* и *Angiospermae.* Весьма существенно, что большинство таксонов сосудистых растений снабжены картами географического распространения, выполненными точечным методом и дополненными проекцией вертикального распределения. Это позволяет легко и точно выявить существующие закономерности распределения этой группы растений по территории префектуры Нагано.

В книге принята политипическая концепция вида, поэтому многие подвиды и разновидности авторов обработок во «Flora of Nagano Prefecture» соответствуют видам в трактовке отечественных авторов, придерживающихся в большинстве своем монотипической (комаровской) концепции вида, как это и показано в последних работах С. К. Черепанова (1981, 1995). Так, например, *Viscum album* L. var. *coloratum* (Kom.) Ohwi (с. 773) соответствует *V. coloratum* (Kom.) Nakai, *Acer mono* Maxim. var. *mayrii* (Schwer.) Sugim. (с. 814) — *A. mayrii* Schwer. и т. д.

Сводка представляет несомненный интерес для фитогеографов, чему в немалой степени способствует характер географического положения префектуры Нагано. Ее территория расположена в средней и наиболее гористой части о-ва Хонсю между 35—37° с. ш. и 137—139° в. д. и имеет протяженность около 190 км с севера на юг и около 120 км с запада на восток; максимальные высоты превышают 3000 м над ур. м. (Mt. Hotaka, 3190 м; Mt. Akasihi, 3081 м, и др.). В средней части префектуры расположен важный в ботанико-географическом отношении элемент рельефа — водораздел между Японским морем и Тихим океаном, вытянутый в субмеридиональном направлении и рассекающий ее территорию на 2 примерно одинаковые части. Префектура Нагано находится на южной окраине области сплошного распространения вечнозеленых широколиственных лесов. Вертикальная поясность здесь хорошо выражена. На территории префектуры расположен стык 3 крупнейших флористических районов Японского архипелага — «Japan Sea», «Pacific» и «Central Mountain».

Представленные во «Flora of Nagano Prefecture» разнообразные флористико-систематические данные и аналитические сведения представляют несомненный интерес для широкого круга систематиков, флористов, фитогеографов и иных специалистов, занимающихся изучением растительного мира Восточной Азии. Сожаление вызывает лишь труднодоступность этой информации для широкого читателя из-за языкового барьера. В этой связи было бы весьма целесообразно осуществить перевод и издание по крайней мере аналитической части этой сводки на русском языке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

© *А. Е. Кожевников*

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток
E-mail: botany@ibss.marine.su

Получено 17 VI 1998

В РУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.315 : 006.3 (571.6)

ПРИМОРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА В 1998 ГОДУ

V. P. VERKHOLAT. THE PRIMORYE BRANCH OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY IN 1998

В ушедшем году приморские ботаники проводили в последний путь бессменного с 1977 г. председателя Приморского отделения РБО, доктора биологических наук, профессора, заслуженного деятеля науки РФ, заведующего Отделом ботаники Биолого-почвенного института ДВО РАН (БПИ ДВО РАН) **Сигизмунда Семеновича Харкевича**, который ушел из жизни 11 июля 1998 г. В последние, особенно трудные для науки годы С. С. придавал большое значение функционированию Отделения, так как понимал, что для научной молодежи это было, пожалуй, единственное место для общения и обмена информацией. Большое внимание уделял он составлению планов проведения собраний, привлечению новых членов в ряды общества, пропаганде ботаники в Приморье.

В 1998 г. в члены Приморского отделения РБО были приняты 6 человек: Т. А. Рубцова (старший преподаватель кафедры педагогики и методики начального обучения Биробиджанского государственного педагогического института), А. Ю. Калинин (председатель Облучинского районного Комитета охраны окружающей среды и природных ресурсов), К. В. Горобец (аспирант кафедры ботаники Дальневосточного государственного университета — ДВГУ), Н. А. Царенко (преподаватель кафедры ботаники ДВГУ), М. В. Пивкин (научный сотрудник Тихоокеанского института биоорганической химии), Н. Г. Купина (стажер-исследователь лаборатории хорологии Института биологии моря). В итоге на конец 1998 г. в Отделении зарегистрировано 130 человек.

В отчетный период проведено 7 собраний, причем следует отметить, что докладчиками в этом году были только ученые из Дальневосточного (ДВ) региона. На собраниях решались текущие вопросы; как всегда, большое внимание уделялось информации о вышедших научных изданиях, состоявшихся или планируемых научных конференциях как в пределах России, так и за рубежом.

О работе X съезда РБО доложил на июньском собрании **В. А. Недолужко** (Ботанический сад-институт ДВО РАН) — единственный делегат от отделения, который смог принять участие в работе съезда. Информацию дополнила **Л. Н. Егорова** (БПИ ДВО РАН), присутствовавшая на съезде в качестве гостя. С удовлетворением было принято сообщение о высокой оценке работы Приморского отделения Президиумом РБО.

На октябрьском собрании обсуждался вопрос о проекте создания «Красной книги Приморского края». Было одобрено предложение **А. Е. Кожевникова** (БПИ ДВО РАН) о целесообразности организации комиссии по созданию Красной книги, обсужден проект списка членов комиссии, состоящей из трех подразделений: координационного комитета, экспертного совета и редколлегии. В комиссию включены представители администрации края, руководители институтов и специалисты разных направлений ботаники.

Начала складываться практика постановки докладов по итогам завершенных многолетних исследований, оформляемых в качестве кандидатских или докторских диссертаций.

Доклад **Н. Г. Клочковой** (Камчатский институт экологии и природопользования ДВО РАН) был посвящен флоре водорослей-макрофитов Дальнего Востока. В нем представлены результаты изучения биоразнообразия водорослей-макрофитов и его изменения под воздействием антропогенных факторов. Автор предложила на обсуждение классификационную схему по морфологии водорослей, схемы сукцессионных процессов в бухте Авачинской (п-ов Камчатка). Доклад получил высокую оценку.

Е. А. Чубарь (Дальневосточный государственный морской заповедник — ДВГМЗ) предложила доклад на тему: «Биолого-морфологическая и ценотическая характеристика некоторых редких видов растений Дальневосточного морского заповедника». Доложенные материалы и полученные результаты являются основной частью ее диссертационной работы. Автором изучено состояние популяций 52 видов редких и исчезающих растений на островах ДВГМЗ; впервые выделены и описаны возрастные состояния у *Taxus cuspidata, Rhododendron schlippenbachii, Lilium cernuum, Limonium tetragonum.* Описан межсекционный гибрид *Rosa rugosa* × *R. maximowicziana.* Обнаружены 114 новых для островов ДВГМЗ видов сосудистых растений, в том числе *Limonium tetragonum* — новый вид для России, *Matteuccia orientalis* — новый вид для российского Дальнего Востока. Доклад был прослушан с большим интересом.

Оживленную дискуссию вызвал доклад «Классификация дубовых лесов российского Дальнего Востока», прочитанный **А. П. Добрыниным** (Ботанический сад-институт). На основе анализа собственных и литературных материалов автор провел районирование дубовых лесов российского Дальнего Востока, составил обобщающую схему основных типов с выделением 2 геоморфологических комплексов и 6 ландшафтно-экологических рядов в границах 2 географических провинций. Охарактеризованы основные типы дубовых лесов и предложен ключ для их определения. В докладе отражены основные научные разработки, положенные в основу диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук.

Как обычно, пользовались популярностью и собирали большую аудиторию собрания, на которых рассказывалось об итогах экспедиций и туристических поездках.

С. Ю. Гришин (БПИ ДВО РАН) демонстрировал видеофильм по материалам камчатско-курильской экспедиции, проведенной при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ). Кадры фильма перенесли присутствующих в удивительные места Камчатки (вулкан Карымский и одноименное озеро в его окрестностях с термальным полем им. Академии наук на юго-западном берегу) и Северных Курил (острова Парамушир и Шумшу). Фильм был познавательным не только в ботанико-географическом отношении, но и в историческом. Демонстрировались памятные места недавней истории этих островов и современные тенденции разрушения их хозяйства.

На апрельском собрании **Т. Н. Михайлюк** (Центральная научная библиотека ДВО РАН) поделилась своими впечатлениями о деловой поездке в США по гранту института «Открытое общество», о работе конференции славистов об организации библиотечного дела, о высоком уровне технического оснащения и обслуживания в библиотеке Гавайского университета. На этом же собрании **Л. А. Земнухова** (Институт химии ДВО РАН) рассказала о посещении Ботанического сада в г. Пиза. Л. А. была участником 14-го Международного симпозиума по ядерному квадрупольному взаимодействию (ЯКВ) в химических соединениях, который проходил в июле 1997 г. в этом небольшом старинном городе Италии. Путь из отеля проходил мимо Ботанического сада, окруженного высоким каменным забором, из-за которого была видна бамбуковая роща. Посетить сад докладчику удалось лишь через 5 дней после завершения работы симпозиума. Вход в сад бесплатный, также бесплатно предлагались и многочисленные буклеты. На территории сада, образованного почти 500 лет назад, расположились три теплицы и административное здание, роскошные пальмы, необычные ели и деревья, привезенные из Чили и различных частей света. Сад предельно ухожен, очень любим населением. Тишина, покой и какое-то умиротворение царило в саду в центре оживленной и вечно молодой Пизы.

На октябрьском собрании **Т. А. Комарова** (БПИ ДВО РАН) рассказала о посещении Индии. Туристическая поездка была организована центром С. Радонежского (г. Новосибирск). Рассказ сопровождался многочисленными слайдами, открытками, буклетами. Особое внимание Т. А. уделила впечатлениям о путешествии по Гималаям, вопросам религиозной ориентации населения, условиям быта, социальному устройству. Несколько подробнее она остановилась на вопросах храмовой культуры и на истории храмов, их сохранности и почитании древних строений.

На мартовском собрании была представлена целая серия научных книг, касающихся нашего региона и вышедших в последние годы. **А. В. Галанин** сообщил о трудностях создания книги «Природа и ресурсы Чукотки» (Магадан, 1997. 236 с.), изданной коллективом авторов (18 человек). В составе редколлегии А. В. Галанин, А. В. Беликович, А. Г. Кирек, И. У. Березкин. В книге много оригинального материала, ранее не опубликованного.

Ю. А. Микишин представил свою (в соавторстве с И. Г. Гвоздевой) книгу «Развитие природы юго-восточной части острова Сахалин в голоцене», выпущенную в 1996 г. Книга **Н. М. Ошонской** «Декоративные деревья юга Приморья» языком графики передает наиболее характерные признаки различных видов деревьев, используемых или перспективных для проектирования городских ландшафтов. К сожалению, все названные книги вышли малыми тиражами.

Текущий год ознаменовался выходом из печати 45-го выпуска «Комаровских чтений», в котором опубликованы 6 докладов, прочитанных на 50-х Комаровских чтениях 26 декабря 1996 г.

22 декабря 1998 г. состоялись очередные 52-е Комаровские чтения, на которых было прочитано 8 докладов: «О региональной сводке „Сосудистые растения советского Дальнего Востока"» (А. Е. Кожевников, Э. Г. Рудыка — БПИ ДВО РАН); «Идея комбинативной системы низших растений в начале XX века» (Лар. Н. Васильева — БПИ ДВО РАН); «О происхождении дубовых лесов на российском Дальнем Востоке» (А. П. Добрынин — Ботанический сад-институт); «Классификация растительности верхних поясов Буреинского нагорья на основе понятия „жизненная форма растительной системы"» (С. В. Осипов — БПИ ДВО РАН); «Сосудистые растения начальных этапов постметеоритных сукцессий: Сихотэ-Алинский метеорит» (Б. И. Семкин, Л. М. Борзова — Тихоокеанский институт географии ДВО РАН); «Карта растительности полуострова Муравьева-Амурского» (Н. Б. Прохоренко — БПИ ДВО РАН); «Анализ жизненных форм в семействе вересковых флоры российского Дальнего Востока» (Т. А. Безделева, А. Б. Безделев — БПИ ДВО РАН); «Современное состояние, задачи сохранения и перспективы развития коллекций сосудистых растений в Дальневосточном региональном гербарии» (З. В. Кожевникова — БПИ ДВО РАН).

© *В. П. Верхолат*

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 25 II 1999

ПИСЬМА В РЕДАКЦИЮ

УДК 044.1/.2 : 58

ОБ АКТУАЛЬНОЙ НЕОБХОДИМОСТИ ПРОДОЛЖЕНИЯ ПУБЛИКАЦИИ «БИБЛИОГРАФИЧЕСКОГО СПРАВОЧНИКА ПО „БОТАНИЧЕСКОМУ ЖУРНАЛУ”»

N. V. MALYSHEVA. THE PUBLICATION OF «BIBLIOGRAPHICAL GUIDE TO THE BOTANICAL JOURNAL» SHOULD BE IN PROGRESS

Ранее существовала прекрасная традиция выпуска библиографических указателей всех напечатанных статей, заметок, рефератов, рецензий и официальных материалов, опубликованных в «Ботаническом журнале», начиная с его основания в 1916 г. Ценные сведения порой уникального порядка содержались в разделах личных известий (биографии, списки работ и пр.). Эти указатели помогли не одному поколению ботаников нашей страны и зарубежным коллегам быстро найти необходимые материалы по самым разным разделам ботаники. Двум выпускам этой библиографии, один из которых был посвящен первым сорока томам «Ботанического журнала», а другой — журналу «Советская ботаника», слившемуся в 1948 г. с «Ботаническим журналом», были отведены специальные номера «Ботанического журнала».[1] В 1969 г. был выпущен «Библиографический справочник по „Ботаническому журналу”. Тома 41—50, 1956—1965 гг.».[2] К сожалению, после 1965 года библиографические сводки не публиковались.

В настоящее время назрела актуальная необходимость продолжения публикации библиографического справочника. Это связано прежде всего с обилием интереснейших материалов, изданных за прошедшие три десятилетия. Кроме того, финансовые проблемы не позволяют, к сожалению, выписывать журнал многим индивидуальным подписчикам и библиотекам, а данная сводка помогла бы знакомству с публикациями и заказу, возможно, отдельных статей. Данная информация значительно помогла бы в работе многим ботаникам, биологам, географам, преподавателям и пр. Она способствовала бы увеличению тиража журнала: тираж библиографического справочника, изданного в 1956 г., составлял 4575 (!) экземпляров; изданного в 1969 г. — 2000 (для сравнения: тираж «Ботанического журнала» в 1998 г. составлял около 500 экз.). Электронный вариант данного справочника значительно расширил бы круг пользователей журнала, так же как и публикация названий работ на английском языке, которые авторы приводят в заголовках статей. Если финансовые обстоятельства осложняют выпуск данной актуальной библиографической сводки отдельным изданием, то, возможно, стоило бы посвятить один или два номера журнала, как это было ранее, данному, крайне важному материалу. Продолжение публикации библиографического справочника способствовало бы лучшему обмену научной информацией, развитию отечественной ботаники и знакомству зарубежных коллег с достижениями ботаники в нашей стране.

---

[1] Д. В. Лебедев, С. Ю. Липшиц. Библиографический справочник по «Ботаническому журналу». Тома 1—40, 1916—1955 гг. // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 12. С. 1737—1881.

Д. В. Лебедев, С. Ю. Липшиц. Библиографический справочник по журналу «Советская ботаника» // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 12. С. 1739—1851.

[2] К. Б. Архарова, Д. В. Лебедев. Библиографический справочник по «Ботаническому журналу». Тома 41—50, 1956—1965 гг. Л., 1969. 132 с.

Надеюсь, это письмо найдет отклик у многих ботаников, членов Русского ботанического общества, коллег из ближнего и дальнего зарубежья.

С глубоким уважением, член Русского ботанического общества, кандидат биологических наук, доцент

© Н. В. Малышева

УДК 576.12
ББК 28.072

Франтов Г. С. Земля, природа и кристаллы. СПб.: Наука, II полугодие 1999. — 10 л. в переплете. ISBN 5-02-024875-4.

В книге рассказано о геологических дисциплинах, развивающихся на стыке с биологическими. Изложены идеи системного подхода в биологии и геологии. Рассмотрены выявленные при сравнительном изучении живой и неживой природы аналогии. Уделено внимание фотосинтезу, обмену веществ и другим закономерностям на примерах живой и неживой природы. Введено представление о палеобионике, что позволяет по-новому посмотреть на вопрос сохранения палеонтологических и палеоботанических коллекций. Впервые одновременно приведены сведения как о геологических, геофизических, так и о биологических охраняемых объектах, включая палеоботанические.

Для широкого круга читателей, интересующихся науками о природе, в том числе биологией, геологией и минералогией. Экологи, ботаники и философы найдут в книге много полезных сведений. Заказать книгу можно в магазинах «Академкнига».

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 1999. Т. 84. № 8)

Стр.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

Adonis subgen. *Adonis* sect. *Lophocarpa* **subsect. Aestivales** (W. T. Wang) Luferov **comb. et stat. nov.** 110
Adonis subgen. *Adonis* sect. *Lophocarpa* **subsect. Dentatae** (W. T. Wang) Luferov **comb. et stat. nov.** 110
Jurinea sect. *Nanae* **subsect. Integrae** Tschern. **subsect. nov.** 115
Jurinea sect. *Nanae* **subsect. Pinnatae** Tschern. **subsect. nov.** 114
Jurinea **sect. Pendentiflorae** Tschern. **sect. nov.** 115
Papaver maschukense Mikheev **sp. nov.** 105

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

The Botanical Journal is the edition of the Russian Botanical Society. Its main tack is to give a correct interpretation of the most important theoretical and methodological trends in modern botany evolution. Articles of Russian and foreign authors are published in the Botanical Journal. They are published in Russian and in English. The instructions to authors are also presented.

«Ботанический журнал» является печатным органом Русского ботанического общества и ставит своей основной задачей освещение важнейших теоретических и методологических направлений развития современной ботаники.

Журнал включает в себя следующие разделы.

Обзорные статьи.
Оригинальные статьи.
Сообщения.
Систематические обзоры и новые таксоны.
Флористические находки.
Охрана растительного мира.
Методика ботанических исследований.
Числа хромосом.
История науки.
Юбилеи и даты.
Потери науки.
Критика и библиография.
Ботанические путешествия.
Хроника.
В Русском ботаническом обществе (информация о деятельности РБО).
Письма в редакцию.

В Ботаническом журнале печатаются статьи российских (как правило, членов РБО) и иностранных авторов, содержащие не опубликованные ранее новые фактические данные и теоретические выводы. Статьи публикуются на русском или английском языке. К статье должно быть приложено заявление, в котором необходимо указать:

а) фамилию, имя, отчество (полностью) автора (авторов);
б) членство в РБО (номер членского билета);
в) специальность, ученую степень и звание;
г) адрес и телефон;
д) если авторов несколько, указать, с кем из них вести переписку.

Примечание. Статьи аспирантов и стажеров должны иметь отзывы руководителей.

Редакция Ботанического журнала просит авторов при направлении статей в печать руководствоваться изложенными далее правилами.

1. В редакцию представлять 2 экземпляра статьи, напечатанной через 2 интервала на пишущей машинке с крупным (стандартным) шрифтом и черной лентой на одной стороне нескрепленных листов писчей бумаги формата А4. Оттиски шрифта на бумаге должны быть четкими. Поля сверху, снизу и слева — 3 см. Статья, отпечатанная на компьютере, должна отвечать тем же требованиям (шрифт — Times Cyr; размер шрифта — 14; интервал между строк — 1.5).

2. Объем статей не должен превышать (при условии длины строки — не более 65 печ. знаков и числа строк на листе — не более 30): для обзорных — 25 стр. машинописного текста;

для оригинальных статей — 22; для сообщений — 15; для статей, помещаемых в разделы «Критика и библиография», «Юбилеи и даты», «Потери науки», «В Русском ботаническом обществе» и «Хроника», — не более 5—6 стр. В этот объем входят таблицы, литература и подписи под рисунками (текстовыми и вклейками). Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи.

3. Статьи с материалами о новых таксонах (видах и внутривидовых таксонах) рассматриваются только при присылке типа или изотипа этих таксонов. Со статьями о новых флористических находках должны быть присланы дубликаты образцов.

Примечание. Гербарные образцы следует высылать либо в редакцию Ботанического журнала, либо в Ботанический институт им. В. Л. Комарова на имя Д. В. Гельтмана с пометкой «Для Ботанического журнала».

4. Статьи с материалами о новых таксонах должны иметь латинский (для палеоботанических работ диагноз может быть представлен либо на латинском, либо на английской языке) и русский тексты описаний новых таксонов.

Примечание. В соответствии с рекомендацией Международного ботанического кодекса тип (для новых таксонов) указывается после диагноза или описания.

5. Статьи должны быть правильно оформлены.

А. Общий порядок расположения частей статьи

1. УДК.
2. Инициалы, фамилия автора.
3. Название статьи.
4. Инициалы, фамилия автора и название статьи на англ. яз.
5. Аннотация (не более 15 строк м. п.). [В конце аннотации следует привести ключевые слова].
6. Собственно текст статьи. [Статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: Введение (без заголовка), Материал и методика, Результаты и их обсуждение, Выводы].
7. Список литературы (с новой страницы).
8. Наименование учреждения, в котором была выполнена работа, и город, где оно находится (по желанию авторов — их электронный адрес).
9. Подпись автора (авторов).
10. Подписи к рисункам и таблицам-вклейкам (на отдельной странице).
11. Резюме на англ. яз.[1] (на отдельной странице).

Б. Оформление текста

1. Вся разметка в статье, а именно выделение курсива, разрядки и т. п., делается от руки карандашом. Курсив в статье выделяют волнистой линией снизу, разрядку — штриховой линией снизу. Римские цифры I, II, III и другие подчеркивать сверху и снизу для отличия от арабской цифры 1 и букв П и Ш; обозначения сносок делать цифрами (не звездочками) и ставить их после знаков препинания (принята сквозная нумерация сносок в тексте статьи); в десятичных дробях ставить точки после целых чисел; точку же как знак умножения ставить на среднюю линию; если цифры даются столбцами, то при повторении не ставить кавычек, а повторить цифры.

В сомнительных случаях обязательно следует отмечать строчные буквы двумя черточками сверху, а прописные — двумя черточками снизу (например, $\underline{\underline{\text{О}}}$ — прописная буква, $\bar{\bar{\text{о}}}$ — строчная буква, 0 — нуль не подчеркивать; 3 — цифра три, $\underline{\underline{\text{З}}}$ — прописная буква).

Все особые знаки, а также буквы греческого и других алфавитов необходимо пояснять на полях.

---

[1] Если статья будет публиковаться на англ. яз., то п. 2, 3, 5—10 должны быть представлены на англ. яз., п. 4, 11 — на русском.

2. Рисунки и текстовые таблицы следует нумеровать арабскими цифрами в порядке первого упоминания и писать сокращенно: рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2 в круглых скобках или в общем контексте, на полях статьи делать заметку расстановки рисунков и таблиц (рис. 1, табл. 2 и т. д.). Фотографии, помещаемые в тексте, обозначать как рисунки; помещаемые на вклейках — римскими цифрами (табл. I, табл. II и т. д.) и так же писать в тексте (в подписях — таблица I).

Если рисунок один или таблица одна, то в тексте писать: см. рисунок, см. таблицу (если таблица текстовая), см. таблицу-вклейку (если это вклейка).

3. Латинские названия растений и фамилии авторов таксонов должны быть напечатаны на машинке; авторов таксонов следует называть один раз при первом упоминании таксона в тексте статьи.

Латинские названия растений должны быть приведены по новейшим источникам (это не касается понимания границ таксонов).

4. В таксономических статьях при названии видов и их синонимов следует приводить только первоисточники и крайне необходимую для раскрытия темы статьи литературу.

5. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках приводится общепринятое сокращение; при повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: Ботанический институт им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, повторно — БИН, в лабораториях БИН и т. д.

6. Фамилии иностранных авторов приводятся только в оригинальном написании. При первом упоминании в тексте приводятся инициалы автора, при повторном инициалы опускаются (повторно инициалы приводятся только при фамилиях авторов-однофамильцев).

7. Ссылки на литературу даются в такой форме: 1) в случае, когда фамилия автора дана в тексте: «указывал еще В. Л. Комаров (1909)»; 2) в случае, когда фамилия автора не дана в тексте: «как прежде указывалось (Комаров, 1909)»; 3) в случае указания страниц: «(Комаров, 1909 : 8—11)»; для иностранных работ: «указывал еще A. Engler (1909)» или «как прежде указывалось (Engler, 1909)».

Ссылки на работы располагаются в хронологическом порядке опубликования, например: (Schnaft, 1931; Carniel, 1961; Батыгина и др., 1963; Романов, 1966; Сравнительная..., 1990). Перенумерование работ в списке литературы и ссылки на них в тексте условными номерами не допускаются.

Названия цитируемых работ в тексте или в подстрочных сносках, как правило, не приводятся. При точном цитировании литературных источников (с кавычками) указание страниц источника обязательно.

В. Оформление «Списка литературы»

Список литературы печатается на машинке на отдельном листе и дается под заголовком «Список литературы». Каждая литературная ссылка начинается с абзаца.

Литература в списке располагается так: сначала приводятся в порядке русского алфавита работы, опубликованные на русском, украинском и других языках (кириллицей); затем в порядке латинского алфавита — напечатанные на английском, французском и других языках (латиницей). Работы отечественных авторов, опубликованные в иностранной печати, приводятся в списке иностранных работ; инициалы автора (или авторов) ставятся после фамилии; если приводится несколько работ одного автора, опубликованных в одном году, то в списке литературы и в тексте рядом с годом следует ставить буквы в алфавитном порядке: (1990а, б) — для отечественных работ и (1960a, b) — для иностранных.

Для журнальных статей последовательно приводятся фамилия автора, инициалы, заглавие статьи, название журнала (в принятом сокращении), год, том, выпуск (или номер) (арабскими цифрами), страницы (первая — последняя).

Например:

Котухов Ю. А. Новые виды рода *Elymus* (*Poaceae*) из Восточного Казахстана // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 89—93.

Hedge I. C., Lamond J. M. Studies in the flora Afghanistan. VII // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1968. Vol. 28. N 2. P. 89—161.

Для книг приводятся фамилия автора, инициалы, полное название книги, место издания (город), год издания, общее число страниц.

Например:

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 448 с.

Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. 2 ed. N. Y., 1988. 555 p.

Ссылки на отдельные статьи из Трудов, Тезисов и коллективных монографий даются так:

Пылаев И. Г., Тяк Г. В., Шутов В. В. Некоторые особенности развития парциального куста черники и голубики // Дикорастущие ягодные растения СССР. Тез. докл. на Всесоюз. совещ. «Изучение, заготовка и охрана лесных дикорастущих ягодников». Петрозаводск, 1980. С. 139—141.

Диссертационные неопубликованные работы приводятся в списке следующим образом:

Аветисян Е. М. Палинология надпорядка Campanulaneae: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1988. 34 с.

Г. Оформление текстовых таблиц

Все текстовые таблицы должны иметь заголовки и, если их больше одной, порядковый номер, который ставится над заголовком таблицы. В соответствующих местах текста должны быть сделаны ссылки на каждую таблицу, причем слово «таблица» сокращается (табл. 2).

Все сокращения, использованные в таблице, должны быть пояснены в Примечании, расположенном под ней.

Д. Оформление иллюстраций

Формат представляемых в редакцию иллюстраций не должен превышать 28 × 38 см. На обратной стороне каждой иллюстрации следует указать простым мягким карандашом, без продавливания:

а) фамилию автора, б) название статьи, в) порядковый номер рисунка, г) верх и низ.

Штриховые рисунки должны быть сделаны черной тушью на кальке или на плотной белой бумаге: все обозначения наносятся только на второй экземпляр, который может быть ксерокопией.

Фотоснимки представляются в 2 экземплярах, они должны быть контрастными, отпечатанными на гладкой (не сатинированной) бумаге с накатом, черно-белые. Обозначения на лицевой стороне фотографии следует делать только на одном экземпляре.

Рисунок должен быть по возможности разгружен от надписей; все условные обозначения должны быть объяснены в подписи к нему или в тексте. Выделы легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, а содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте.

В подписи к рисунку указывается, что приведено на оси абсцисс и что на оси ординат.

Редакция высылает автору оттиск набранной статьи, которая должна быть проверена, подписана к печати и срочно возвращена в редакцию. Неполучение или несвоевременное получение авторской правки не приостанавливает печатание статьи. **Изменения и дополнения против оригинала не допускаются, должны быть исправлены только опечатки.**

Статьи, представленные с несоблюдением «Правил», будут возвращаться авторам.

Редакция высылает автору 5 экземпляров оттисков опубликованной статьи.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1999. VOL. 84. N 8) Page

Solntseva M. P. The problems of apogamety 1
Anulov O. V., Shcherbukhin V. D., Mestechkina N. M., Smirnova N. I. Role of the galactomannans in chemotaxonomy of the family *Fabaceae* 24
Zaitseva I. I. Experimental study of heavy metal impact on planktonic algae 33
Zaugolnova L. B. Hierarhical approach to forest vegetation of small river basin (with special reference to the Prioksko-Terrasnji Reserve) 42

COMMUNICATIONS 57

Stephyrtza A. G., Negru A. G. First record of the genus *Mastixia* (*Mastixiaceae*) in the Early Sarmat of South-Eastern Europe 57
Konstantinova N. A. Mire liverworts of the Murmansk region (North-west of Russia) . . . 60
Popova T. N., Silantieva N. A. Type specimens of the Caucasian *Euphrasia* species (*Scrophulariaceae*) kept in the Herbarium of the Komarov Botanical Institute (St. Petersburg, LE) 69
Bryntsev V. A. Phenological phases of forming of vegetative buds of *Pinus sibirica* (*Pinaceae*) 72
Kurbanov D. On the flora of island Ogurchinsky (Turkmenistan) 76
Melnik V. I. *Fritillaria meleagris* (*Liliaceae*) in Ukraine 81
Samosenko I. E., Shemberg M. A. The state of the *Anemone baikalensis* (*Ranunculaceae*) coenopopulations in the West Sayan mountains 86
Miroslavov E. A., Barmicheva K. M., Koteyeva N. K. The features of chloroplast structure in early-spring vegetating ephemeroids (with special reference to *Corydalis bracteata, Fumariaceae*) 93
Egorov V. I. Nitrogen-fixing activity of the herbaceous *Fabaceae* in the Kola peninsula . . 98

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 105

Mikheev A. D. A new species of the genus *Papaver* (*Papaveraceae*) from the Northern Caucasus 105
Luferov A. N. The genus *Adonis* (*Ranunculaceae*) in the flora of the Caucasus 108
Tscherneva O. V. Synopsis of the species of the sections *Olgae, Nanae, Pendentiflorae* of the genus *Jurinea* (*Asteraceae*) 112

FLORISTIC FINDINGS 120

Baranova O. G., Puzirjev A. N. New aboriginal plant species of the Udmurtia 120

OBITUARIES 123

Grebenyuk S. I. In memoriam: Alexander Osipovich Tarasov (1914—1998) 123

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 130

Kozhevnikov A. E. (*A review*). Flora of Nagano Prefecture. 1997 130

IN THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY 133

Verkholat V. P. The Primorye branch of the Russian Botanical Society in 1998 133

LETTERS TO THE EDITOR 136

Malysheva N. V. The publication of «Bibliographical guide to the Botanical Journal» should be in progress 136
Index of new plant names 138
Rules for the authors 139

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1999. Т. 84. № 8) Стр.

Солнцева М. П. Проблемы апогаметии 1
Анулов О. В., Щербухин В. Д., Местечкина Н. М., Смирнова Н. И. Роль галактоманнанов в хемосистематике семейства *Fabaceae* 24
Зайцева И. И. Экспериментальное изучение влияния тяжелых металлов на планктонные водоросли 33
Заугольнова Л. Б. Иерархический подход к анализу лесной растительности малого речного бассейна (на примере Приокско-Террасного заповедника) 42

СООБЩЕНИЯ 57

Штефырца А. Г., Негру А. Г. Первая находка рода *Mastixia* (*Mastixiaceae*) в раннем сармате юго-восточной Европы 57
Константинова Н. А. Печеночники болот Мурманской области (северо-запад России) 60
Попова Т. Н., Силантьева Н. А. Типовые образцы кавказских видов рода *Euphrasia* (*Scrophulariaceae*), хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (Санкт-Петербург, LE) 69
Брынцев В. А. Фенологические фазы заложения вегетативных почек у *Pinus sibirica* (*Pinaceae*) 72
Курбанов Д. О флоре острова Огурчинский (Туркменистан) 76
Мельник В. И. *Fritillaria meleagris* (*Liliaceae*) на Украине 81
Самосенко И. Е., Шемберг М. А. Состояние ценопопуляций *Anemone baikalensis* (*Ranunculaceae*) в Западном Саяне 86
Мирославов Е. А., Бармичева Е. М., Котеева Н. К. Особенности строения хлоропластов ранневесенних эфемероидов (на примере *Corydalis bracteata, Fumariaceae*) . . 93
Егоров В. И. Азотфиксирующая активность дикорастущих бобовых трав (*Fabaceae*) на Кольском полуострове 98

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 105

Михеев А. Д. Новый вид рода *Papaver* (*Papaveraceae*) с Северного Кавказа 105
Луферов А. Н. Род *Adonis* (*Ranunculaceae*) во флоре Кавказа 108
Чернева О. В. Конспект видов секций *Olgae, Nanae, Pendentiflorae* рода *Jurinea* (*Asteraceae*) 112

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 120

Баранова О. Г., Пузырев А. Н. Новые аборигенные виды флоры Удмуртии 120

ПОТЕРИ НАУКИ 123

Гребенюк С. И. Памяти Александра Осиповича Тарасова (1914—1998) 123

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 130

Кожевников А. Е. (*Рецензия*). Флора префектуры Нагано. 1997 130

В РУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 133

Верхолат В. П. Приморское отделение Русского ботанического общества в 1998 году . 133

ПИСЬМА В РЕДАКЦИЮ 136

Малышева Н. В. Об актуальной необходимости продолжения публикации «Библиографического справочника по „Ботаническому журналу”» 136
Указатель новых названий растений 138
Правила для авторов 139

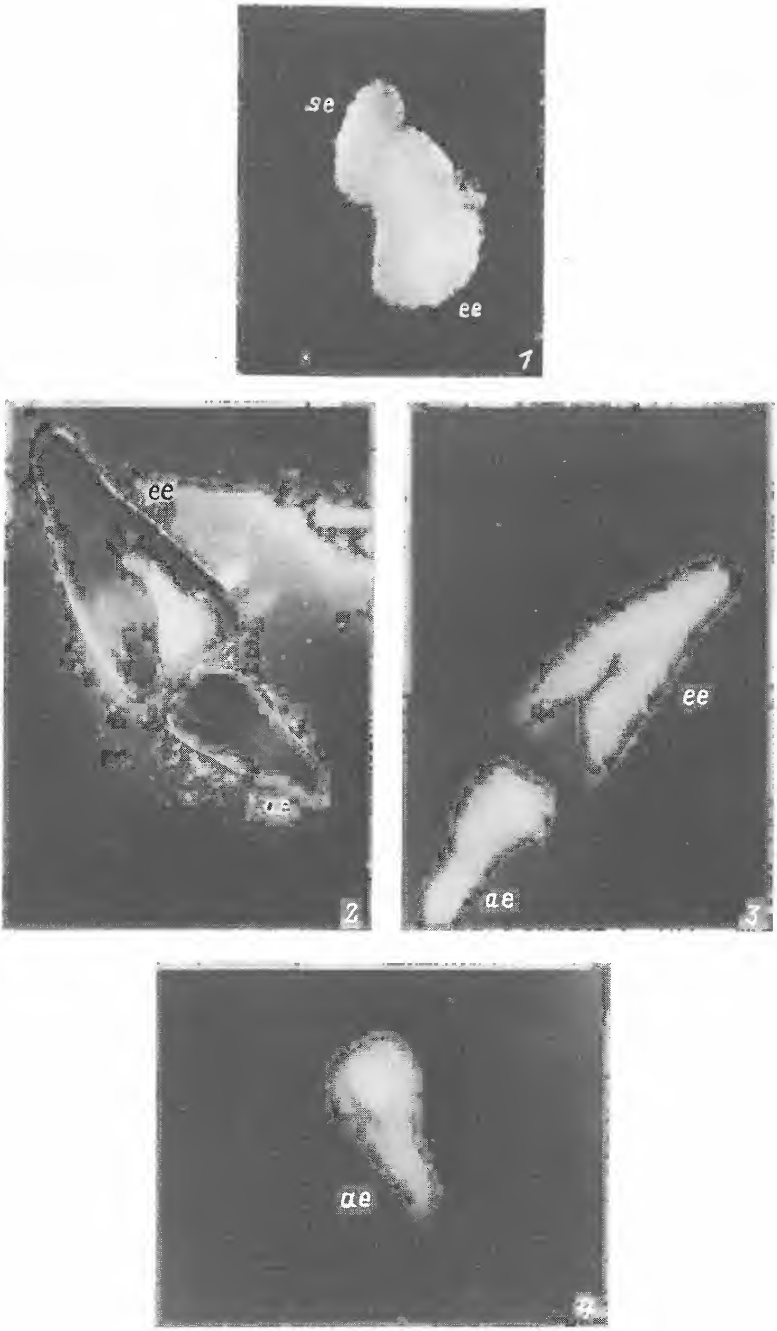


Таблица I. Синергидная и антиподная апогаметия у *Rudbeckia laciniata*.

1 — яйцеклеточный (*ee*) и синергидный (*se*) зародыши, выделенные из зародышевого мешка; *2* — яйцеклеточный (*ee*) и антиподный (*ae*) зародыши; *3* — те же зародыши в другом ракурсе; *4* — тот же антиподный зародыш (*ae*) в другом ракурсе.

К с. 12

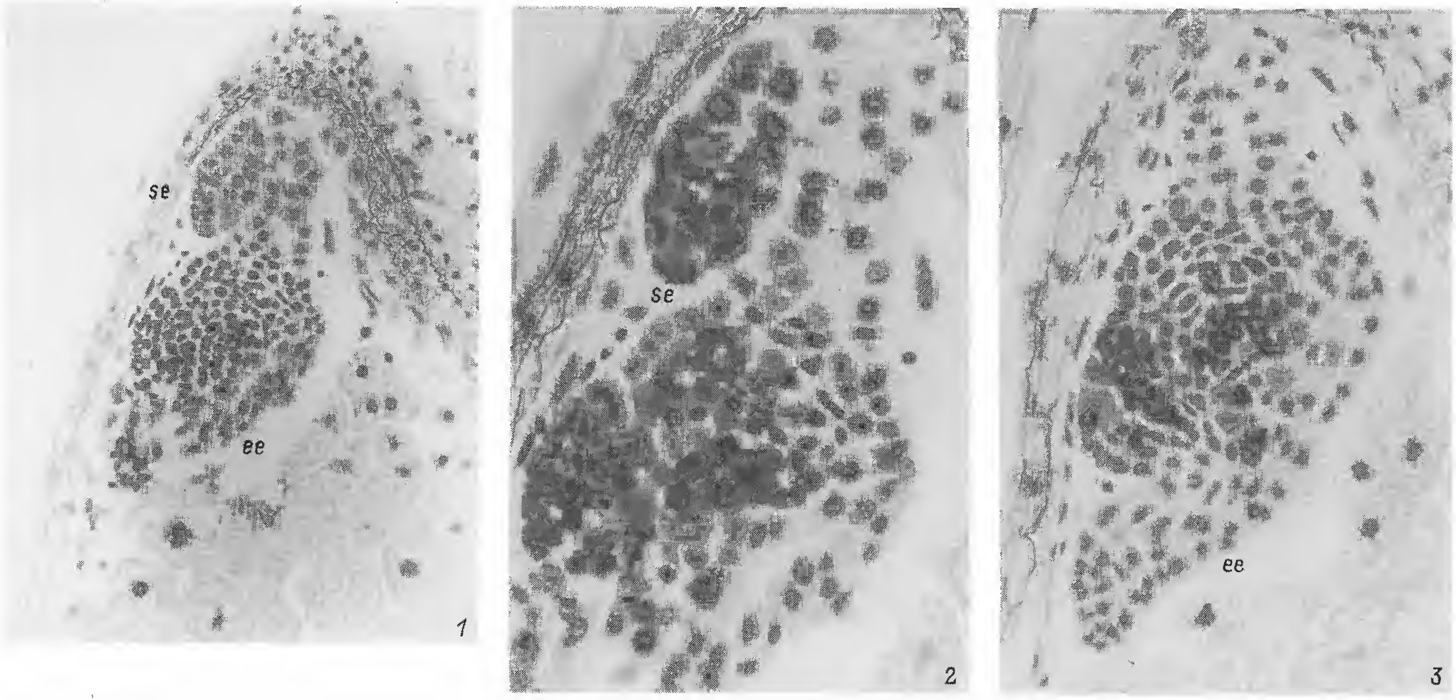


Таблица II. Синергидная апогаметия у *Poa palustris*.

1 — развитый зародыш яйцеклеточного происхождения (*ee*) с хорошо развитым подвеском, около которого располагается многоклеточный проэмбрио синергидного происхождения (*se*); *2* — те же зародыши при большем увеличении; *3* — медианный срез яйцеклеточного зародыша.

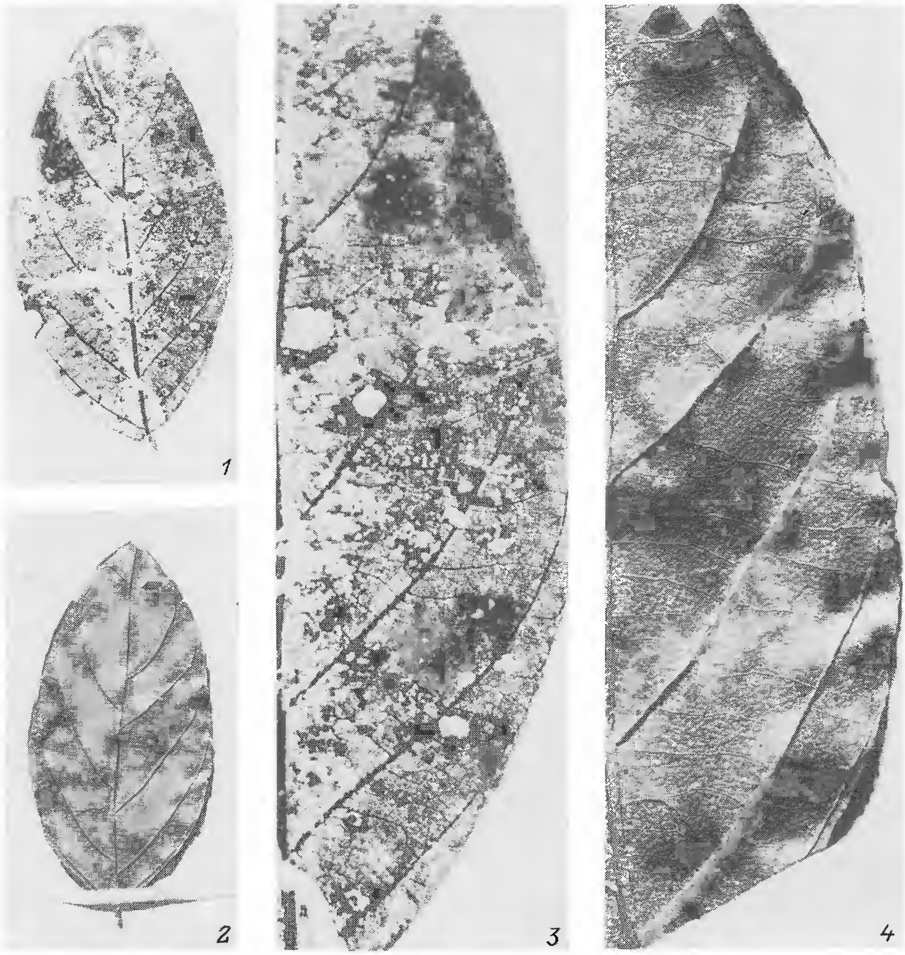


Таблица.

1, 3 — *Mastixia microphylla* (*1* — отп. 653, нат. вел.; *3* — его фрагмент, × 3); *2, 4* — *M. trichotoma* var. *korthalsiana* (*2* — современный лист, нат. вел.; *4* — его фрагмент, × 3).

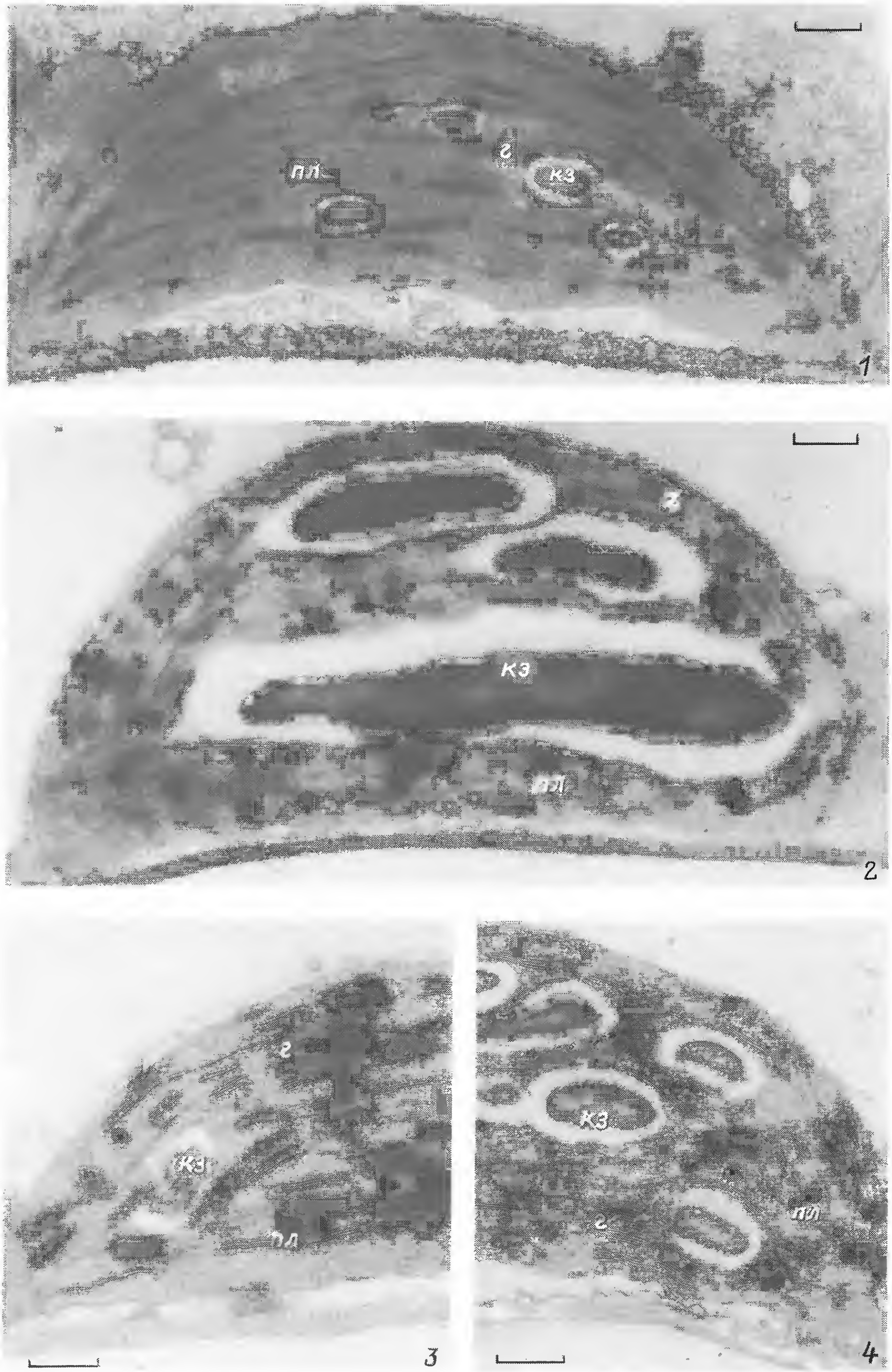


Таблица. Хлоропласты палисадной ткани листа видов рода *Corydalis*.

1 — *C. bracteata*, парк, 29 апреля; *2* — *C. ochotensis*, парк, 5 августа; *3* — *C. bracteata*, растение, перенесенное в оранжерею, 14 мая; *4* — *C. bracteata*, парк, 29 мая. *г* — грана; *кз* — крахмальное зерно; *пл* — пластоглобулы. Масштабная линейка — 0.5 мкм.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 *Ботанический журнал. 1999. Т. 84. № 8. 1—144.*